

## Contribution à l'étude de *Boswellia sacra* : anatomie de la plantule et de la tige âgée

par Jean DUPÉRON \*

**Résumé.** — Dans cette note, l'auteur décrit l'anatomie de la plantule et de la tige âgée de *Boswellia sacra* (Burseraceae). La radicule comprend 4 pôles de xylème en position « cruciforme tétrarche ». L'évolution vasculaire est très accélérée. L'étude de la tige âgée porte sur la moelle, le bois, le liber et le périderme. Cette plante est surtout remarquable par le liber pourvu d'un triple réseau de canaux sécréteurs fournissant l'encens et par la structure du suber qui s'exfolie en couches successives grâce à la présence d'assises de cellules phelloïdes.

**Abstract.** — In this paper, the author describes the anatomy of the plantlet and the old stem of *Boswellia sacra* (Burseraceae). The radicle comprises 4 bundles of xylem in position "cruciform tetrarch". The vascular evolution is very accelerated. The study of the old stem concerns the pith, the xylem, the phloem and the periderm. This plant is remarkable for the phloem provided with intercellular canals giving incense, and for the structure of the suber which exfoliates in successive rings, owing to the presence of phelloïd cells.

La famille des Burseraceae compte une quinzaine de genres et environ 50 espèces toutes tropicales, dont la plupart sont de grands arbres. Burseraceae et Anacardiaceae ont longtemps été réunies sous le nom de Terebinthaceae. LAM (1932, in WEBBER, 1941) a repris la classification et proposé les subdivisions admises actuellement. Le genre *Boswellia* Roxb. renferme 23 espèces, 20 en Afrique, 3 en Arabie et en Inde. LAM le classe dans la tribu des Bursereae et la sous-tribu des Burserinae.

Le travail que nous présentons est la description anatomique de la plantule (racine, hypocotyle, cotylédons) et de la tige âgée (moelle, bois, liber, périderme) ; il complète les quelques études déjà publiées, principalement par WEBBER (1941) sur le bois des Burseraceae et PETER (1903) sur l'anatomie de « *Boswellia carteri* »<sup>1</sup>.

### I. LA PLANTULE

L'examen morphologique des plantules indique que la germination est épigée, c'est-à-dire que les cotylédons sont élevés au-dessus du niveau du sol par la croissance de l'hypocotyle.

La partie la plus jeune de la racine est couverte de longs poils absorbants brunâtres (zone de l'assise pilifère) ; puis, jusqu'au collet, on trouve la zone subéreuse brun clair. L'hypocotyle est bien développé, couvert de petits poils épidermiques. Le limbe cotylé-

\* Laboratoire de Paléobotanique. Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

1. Les espèces *B. carteri* et *B. sacra* sont pratiquement identiques et ne peuvent être séparées, sinon par leur port (type arbre chez *B. carteri*, type buisson chez *B. sacra*) et leur localisation géographique. L'espèce décrite par PETER est, en fait, *B. sacra*.

donaire comprend 5 divisions et est palmatisé. Contrairement à *Boswellia serrata* (GUILLAUMIN, 1909 : 272, fig. 52), le bord du limbe n'est pas denté mais tout juste un peu ondulé.

### 1. Racine

Dans la zone de l'assise pilifère (pl. I, 1 et 2), le cylindre central, de taille réduite, comprend 4 pôles de xylème primaire centripète avec, en alternance, 4 massifs de phloème primaire présentant chacun un canal sécréteur. Le métaxylème n'est constitué que de 3 ou 4 cellules disposées en une ligne radiale. Le parenchyme médullaire est réduit à quelques cellules au centre de la coupe. Les cellules péricycliques sont le plus souvent dédoublées. Quelques divisions périclines au niveau du procambium indiquent le début de différenciation de l'assise génératrice libéro-ligneuse.

L'endoderme est formé d'une assise de cellules à parois radiales ondulées présentant l'épaississement lignifié du cadre de Caspary. Les cellules du parenchyme cortical sont de grande taille, à paroi fine, et ont entre elles des méats. D'après le niveau où la coupe est faite, on voit apparaître une assise subéreuse ; ce sont les parois radiales des cellules qui se subérifient et se lignifient les premières. Enfin, l'assise la plus externe de la jeune racine est l'assise pilifère avec de longs poils absorbants. Celle-ci devient rapidement non fonctionnelle et tend à disparaître ; il y a alors lignification des parois et des poils absorbants et apparition de l'assise subéreuse.

Les coupes faites vers le sommet de la racine (pl. I, 3), donc dans la zone subéreuse, sont dans l'ensemble comparables à celles vues précédemment. Cependant, l'assise pilifère est de plus en plus fragmentaire et finit par disparaître et, surtout, on commence à observer le passage racine-tige au niveau des faisceaux de xylème. Les vaisseaux se différencient de manière tangentielle et la moelle augmente un peu en diamètre.

### 2. Hypocotyle

Au-dessus du collet, donc à la base de l'hypocotyle, le diamètre de la coupe augmente, la moelle devient plus importante et l'assise externe est un épiderme couvert de poils. Endoderme et péricycle disparaissent. Le xylème primaire intermédiaire tangentiel se développe et les branches latérales des faisceaux voisins se rapprochent (pl. I, 4).

Au milieu de l'hypocotyle (pl. I, 5), la structure de tige se précise : on remarque nettement des massifs de quelques cellules de xylème centrifuge superposés au phloème. Le protoxylème alterne subsiste encore sous forme de 4 massifs très réduits de 2 ou 3 petites cellules. Il y a donc résorption importante du xylème centripète.

Enfin, au sommet de l'hypocotyle, près de l'insertion des cotylédons, quelques nouveaux vaisseaux de xylème centrifuge sont apparus. Le protoxylème alterne est presque totalement résorbé ; tout au plus observe-t-on la trace de quelques cellules lysées (pl. I, 6 et 7).

### 3. Pétiole cotylédonaire

Il présente, en coupe transversale, une symétrie bilatérale nette. Il contient 2 faisceaux libéro-ligneux. Le xylème primaire est centrifuge, superposé au phloème primaire conte-

nant un petit canal sécréteur. Il n'y a plus aucune trace de xylème primaire centripète alterne.

En résumé, le xylème primaire intermédiaire tangentiel apparaît rapidement dans la racine et il est déjà en position superposée à la base de l'hypocotyle ; dès que l'on s'élève un peu dans celui-ci, la structure de tige s'acquiert définitivement et le protoxylème centripète et alterne disparaît rapidement. Dans cette espèce, l'évolution vasculaire est très accélérée. D'après les études de TRONCHET (*in* BOUREAU, 1952), la disposition vasculaire est cruciforme tétrarche, c'est-à-dire qu'il y a 4 groupes vasculaires alternes dans la radicule, deux d'entre eux étant situés dans le plan médian cotylédonaire, les deux autres dans le plan intercotylédonaire.

## II. LA MOELLE

La moelle de l'échantillon étudié a un diamètre d'environ 3 mm. D'après PETER (1903 : 519 ; pl. I, fig. 1, pl. III, fig. 9), les jeunes cellules de parenchyme médullaire, près du point végétatif, ont l'aspect d'un collenchyme à épaisissements angulaires. Dans le tissu plus âgé, la paroi s'épaissit et se lignifie régulièrement mais on trouve encore en quantité notable des cellules non lignifiées et à parois minces. C'est cet aspect que présente l'échantillon observé bien que les parois des cellules soient peu lignifiées et assez minces.

Les cellules contiennent de nombreux grains d'amidon et, assez rarement, un cristal prismatique d'oxalate de calcium.

A la périphérie de la moelle, on trouve des canaux sécréteurs coiffés, du côté abaxial, par un massif de petites cellules parenchymateuses à parois très fines et non lignifiées (pl. II, 3).

## III. LE BOIS

L'étude a été faite sur un fragment de branche de 23 mm de diamètre où le bois représente un anneau de 5 mm d'épaisseur (pl. II, 2).

En coupe transversale, les vaisseaux apparaissent répartis en zones diffuses ; ils sont en majorité isolés (58 %) ou groupés plus ou moins radialement par 2 (22 %), par 3 (7 %), par 4 (5 %), par 5 (3 %) ou en amas (5 %). Les vaisseaux isolés sont de forme ronde ou ovale et la paroi a 2 à 5  $\mu\text{m}$  d'épaisseur ; le diamètre tangentiel est compris entre 41 et 146  $\mu\text{m}$  et le diamètre radial entre 39 et 132  $\mu\text{m}$ . Les mesures du diamètre tangentiel effectuées sur 100 vaisseaux isolés se répartissent de la façon suivante (D = diamètre tangentiel ; F = fréquence) :

D	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100	101-110	111-120	121-130	131-140	141-150
F	3	11	11	16	11	13	16	12	4	2	1

La moyenne calculée à partir de ces données est de 88  $\mu\text{m}$ .

On compte 32-68 pores par  $\text{mm}^2$  (24-38 vaisseaux simples ou multiples par  $\text{mm}^2$ ). Les éléments sont longs de 205 à 510  $\mu\text{m}$  et les perforations sont simples, à marges inclinées. Il n'a pas été observé de thyllose. Les ponctuations intervasculaires sont polygonales, contiguës, alternes, aréolées, de diamètre variant de 6 à 10  $\mu\text{m}$  ; le lumen est étiré horizontalement (pl. III, 4). Les ponctuations vaisseau-parenchyme et vaisseau-rayon sont en

majorité simples, de formes variées mais plutôt ovales, souvent très allongées horizontalement. Cependant, quelques-unes d'entre elles présentent une aréole nette (pl. III, 5).

Le parenchyme vertical est peu abondant et peu visible en coupe transversale ; il peut être repéré grâce à ses ponctuations et à ses parois un peu plus fines que celles des fibres voisines. Il est paratrachéal, limité à quelques cellules touchant les vaisseaux (pl. II, 5). Entre deux cellules de parenchyme, on observe de très petites ponctuations simples groupées en tamis. La longueur des cellules est de 52-152  $\mu\text{m}$ , le diamètre tangentiel de 24-34  $\mu\text{m}$  et le diamètre radial de 20-28  $\mu\text{m}$ . Aucun contenu n'a été observé dans les cellules de parenchyme vertical.

Les rayons ligneux sont larges de 1 à 3 cellules (unisériés : 47 %, bisériés : 51 %, trisériés : 1 %) ; quelques-uns (1 %) sont plus larges et possèdent 1, exceptionnellement 2 canaux sécréteurs de forme ovale (50  $\times$  70  $\mu\text{m}$  en moyenne), bordés de petites cellules sécrétrices (pl. III, 3).

Les rayons unisériés sont larges de 14 à 34  $\mu\text{m}$  et hauts de 118 à 834  $\mu\text{m}$  (2 à 21 cellules). La largeur des rayons plurisériés varie de 43 à 77  $\mu\text{m}$  et leur hauteur de 211 à 1 215  $\mu\text{m}$  (3-28 cellules). On en compte 5 à 11 par mm tangentiel horizontal.

En coupe tangentielle (pl. III, 1 et 2), les cellules sont rondes, ovales, carrées (14-40  $\mu\text{m}$  de haut, 14-34  $\mu\text{m}$  de large) ou très allongées verticalement (jusqu'à 120  $\mu\text{m}$  de haut pour 20  $\mu\text{m}$  de large en moyenne).

En coupe radiale (pl. III, 5), le corps du rayon est composé de cellules couchées ou carrées (jusqu'à 80  $\mu\text{m}$  de long), ou parfois dressées (16  $\mu\text{m}$  de long). Les terminaisons présentent souvent des cellules dressées. Certains rayons ne sont formés que de cellules carrées et dressées. L'épaisseur de la paroi est de 1-2  $\mu\text{m}$ . D'après la classification de KRIBS, les rayons sont intermédiaires entre les types hétérogènes I et IIb.

Les cellules contiennent parfois un cristal prismatique ou des mâcles d'oxalate de calcium (pl. II, 5) ; on trouve aussi de l'amidon sous forme de corpuscules arrondis ou allongés. Remarquons que les mâcles deviennent abondantes dans le bois plus âgé.

Les fibres sont de type libriforme. Leur diamètre est de 16-36  $\mu\text{m}$  et la paroi a environ 3  $\mu\text{m}$  d'épaisseur. La longueur moyenne, mesurée sur dilacération, est de 1 100  $\mu\text{m}$ . Toutes les fibres sont septées et présentent 3 à 7 septes, exceptionnellement plus (jusqu'à 11), 5 en moyenne (pl. III, 6). Les fibres contiennent quelquefois des cristaux prismatiques d'oxalate de calcium. On y trouve aussi de nombreux corpuscules atteignant une vingtaine de  $\mu\text{m}$  de long, de forme plutôt allongée (pl. II, 5 ; pl. III, 1, 2, 3, 5 et 6). Il s'agit d'amidon (WEBBER, 1941 : 451). Ces corpuscules deviennent rares dans le bois plus âgé. On observe aussi de très petites ponctuations, sans doute simples, dont le lumen est oblique et très étiré. Ces ponctuations sont nombreuses sur les parois radiales (pl. III, 6), beaucoup plus rares sur les parois tangentielles.

PETER (1903) signale la présence de taches médullaires fréquentes, dues sans doute à un traumatisme. Nous n'en avons pas observé dans nos échantillons.

Les bois de la famille des Burseraceae ont été étudiés par METCALFE et CHALK (1950) et par WEBBER (1941). PETER (1903) décrit assez rapidement celui de « *Boswellia carteri* ».

Les caractéristiques de l'échantillon examiné sont, dans l'ensemble, en accord avec les études déjà faites. On notera quand même quelques différences mais qui nous paraissent plutôt minimales :

— nombre de vaisseaux par mm<sup>2</sup> : 5-10-15-30 (WEBBER) ; 4-15 (METCALFE et CHALK) ; 24-38 (*B. sacra*) ;

— thylose : présente (WEBBER, PETER) ; non mentionnée chez *Boswellia* s.l. (METCALFE et CHALK) ; non observée (*B. sacra*) ;

— diamètre tangentiel des vaisseaux : 100-180  $\mu\text{m}$  (WEBBER) ; 50-100  $\mu\text{m}$  (METCALFE et CHALK) ; 112  $\mu\text{m}$  maximum (PETER) ; 88  $\mu\text{m}$ , 146  $\mu\text{m}$  maximum (*B. sacra*) ;

— hauteur des rayons : jusqu'à 1 518  $\mu\text{m}$  (WEBBER) ; moins d'1 mm (METCALFE et CHALK) ; jusqu'à 1 215  $\mu\text{m}$  (*B. sacra*).

Remarquons à ce sujet que METCALFE et CHALK donnent les caractères généraux de la famille et de certains genres et n'ont pu étudier en détail toutes les espèces. Il en est de même pour WEBBER. D'autre part, l'âge du bois étudié intervient. Les jeunes branches n'ont pas encore de structures bien stabilisées et des différences plus ou moins importantes apparaîtront avec un bois plus âgé. Ainsi, nous avons constaté chez *B. sacra* que, dans des axes de diamètres nettement différents, la quantité et l'aspect des cristaux des rayons (monocristal ou mâcles), l'abondance de l'amidon contenu dans les fibres étaient variables ; la densité des vaisseaux peut varier d'une région à l'autre de l'organe.

#### IV. LE LIBER

Le liber forme un anneau continu d'environ 5 mm d'épaisseur (pl. II, 1 et 2 ; pl. IV, 1). Il est de teinte rougeâtre, extrêmement dur et cassant lorsque l'axe est sec. Dans son ensemble, on peut le subdiviser en trois parties :

1. Après la zone cambiale (ayant jusqu'à 8 cellules d'épaisseur et contenant parfois des cristaux mâclés dans des cellules recloisonnées), le liber le plus jeune, aux tubes criblés fonctionnels, représente un anneau de 200  $\mu\text{m}$  d'épaisseur. Les canaux sécréteurs y sont rares et les fibres absentes.

2. Les tubes criblés, écrasés radialement, dessinent entre les îlots de parenchyme des lisérés rose foncé dirigés surtout tangentiellement.

3. Plus loin, l'aspect des coupes change : les rayons font place à un parenchyme très abondant chargé de grains d'amidon (pl. IV, 2). Il repousse latéralement ce qui reste des tubes criblés écrasés. Les figures rose foncé formées par ceux-ci se dirigent alors radialement. C'est au niveau de cette troisième zone que les canaux sécréteurs tangentiels sont les plus nombreux, sans doute en remplacement des canaux radiaux disparus en même temps que les rayons (pl. IV, 7 et 8).

Les rayons du liber sont 1-3 (4)-sériés. Ils deviennent rapidement très sinueux en coupe transversale. Comme pour les rayons ligneux, on trouve quelques canaux sécréteurs horizontaux (1, rarement 2 par rayon ; pl. IV, 4 et 5). Les cellules contiennent de l'amidon et parfois un cristal d'oxalate de calcium.

En coupe radiale, les rayons présentent le même aspect que ceux du bois ; ils sont composés de cellules couchées, carrées et dressées ; ces dernières sont parfois recloisonnées en cellules cristallifères. Loin du cambium, les rayons disparaissent rapidement et sont remplacés par d'importants îlots de parenchyme. Cette parenchymatisation est bien visible en coupes transversale et radiale (pl. IV, 2 et 7).

Les fibres libériennes lignifiées sont constituées par des amas de cellules souvent disposés en cercles concentriques (pl. IV, 2). Les amas ont une forme carrée ou allongée tangentiellement. Les cellules sont septées et très longues ; elles contiennent de nombreux cristaux, surtout à la périphérie des massifs (pl. IV, 9). Leur diamètre moyen est de 20-30  $\mu\text{m}$  et l'épaisseur de la paroi de 5-6  $\mu\text{m}$ . Ces fibres occupent peu de place par rapport aux tubes criblés et au parenchyme.

Le liber contient un réseau de canaux sécréteurs schizogènes radiaux, verticaux et horizontaux tangentiels (pl. IV, 1 à 8). Tous sont en relation les uns avec les autres (pl. IV, 6, 7 et 8). Les canaux verticaux sont entourés de parenchyme aliforme souvent confluent. Dans les tiges âgées, beaucoup de ces canaux sont disposés en cercles concentriques, soulignés par le parenchyme confluent.

Toutes les cellules du liber contiennent en quantité variable des grains d'amidon ainsi que des cristaux prismatiques ou mâclés d'oxalate de calcium.

Étant donné le développement du liber, les formations primaires ont presque totalement disparu. Cependant, on retrouve encore les fibres périphloémiennes qui se constituent rapidement dans la jeune tige, entre le phloème primaire et le parenchyme cortical (PETER, 1903, pl. I, fig. 1 et 2). Ces massifs fibreux, qui ont résisté à la compression grâce à l'épaisseur et à la lignification des parois, se retrouvent peu à peu inclus dans le liber (pl. IV, 3). Ils se distinguent des amas de fibres libériennes par leur forme en croissant allongé radialement ou obliquement, leurs cellules de diamètre plus petit (environ 15-25  $\mu\text{m}$ ) et à parois plus fines (4  $\mu\text{m}$ ), et par l'absence de cristaux. Au fur et à mesure du vieillissement de la plante, ces massifs fibreux ont tendance à se fragmenter et à se déformer en raison de la croissance du liber. Il n'y a pas d'autres éléments primaires reconnaissables.

Le liber se caractérise donc essentiellement par son développement important et son triple réseau de canaux sécréteurs (verticaux, tangentiels et radiaux) en relation les uns avec les autres. Ces canaux sécrètent l'encens recueilli par incision profonde de l'« écorce » (voir TSCHIRCH, 1906 : 411).

Le liber possède des fibres cristallifères et septées, mais en faible quantité par rapport aux tubes criblés et au parenchyme. Bien que l'alternance des couches de fibres et d'éléments non lignifiés ne soit pas régulière, comme chez la vigne par exemple, on peut cependant admettre que ce liber est stratifié.

Enfin, il y a développement important du parenchyme, lié à la disparition des rayons. Le plus souvent, le liber, peu développé, a pour fonction principale la conduction. Chez *Boswellia sacra*, une deuxième fonction apparaît, la sécrétion, favorisée par l'apparition massive de ce tissu parenchymateux dans le liber âgé et par le développement de canaux sécréteurs tangentiels.

## V. LE PÉRIDERME

Conformément à ce qui est actuellement admis, nous désignerons par ce terme l'ensemble des tissus formés par l'assise subéro-phellodermique, à savoir le suber et le phello-derme<sup>1</sup>.

1. Dans la littérature allemande consultée, le mot « Periderm » désigne les couches de suber qui s'exfolient.

La surface des axes présente des exfoliations assez régulières provenant de la partie externe du périderme. Les feuilletts ainsi formés sont ridés longitudinalement et se détachent de la branche en s'enroulant sur eux-mêmes à la suite de déchirements transversaux (pl. II, 1). Sur un axe adulte, nous avons observé 4 couches susceptibles de s'exfolier.

Le phelloderme est constitué de plusieurs assises de cellules rectangulaires à parois cellulósiques fines, et présentant des méats. Certaines cellules contiennent un cristal prismatique d'oxalate de calcium. Parmi ces cellules à parois fines on trouve de nombreux massifs assez régulièrement disposés suivant plusieurs cercles concentriques, le nombre de cercles dépendant de l'âge de l'axe. Il s'agit de sclérenchyme dérivant directement du phelloderme, dont les cellules ont des parois fortement épaissies (10  $\mu\text{m}$ ) et lignifiées et contiennent souvent un cristal prismatique d'oxalate de calcium (pl. V, 1, 2 et 5).

D'après PETER (1903 : 520 et 522 ; pl. I, fig. 1 et 2), l'assise génératrice (phellogène) se forme très tôt dans la tige, près du point végétatif. Elle se met en place avant le cambium libéro-ligneux et est d'origine sous-épidermique<sup>1</sup>.

Près de cette assise génératrice, les premiers éléments de suber forment 2 ou 3 couches de cellules non encore subérifiées, aplaties radialement (environ 12  $\mu\text{m}$  de large) et le plus souvent allongées tangentiellement (jusqu'à 150  $\mu\text{m}$  de long), rarement plus courtes (30  $\mu\text{m}$ ) ; leur hauteur moyenne est d'environ 20  $\mu\text{m}$ . Les parois subérifiées sont assez fines (2-3  $\mu\text{m}$ ) ; quand on s'éloigne du phellogène, les cellules subérifiées se flétrissent, sont compressées radialement et leur lumen est très réduit (pl. V, 5 et 6).

Les couches qui s'exfolient sont épaisses d'une dizaine de cellules (pl. V, 1 et 2). Le phénomène de desquamation est dû à la présence d'assises successives de cellules particulières, les cellules phelloïdes. La structure de ces cellules a été observée d'abord chez *Boswellia papyrifera* par DE BARY (1877 : 116-119, 121, 566), VON HÖHNEL (1878 : 531 et suivantes), MOELLER (1882 : 321-322) et VON MOHL (1861 : 229), puis chez « *Boswellia carteri* » par PETER (1903 : 522-525).

En lames minces traitées au carmino-vert, ces cellules se distinguent des autres par leur couleur : la paroi interne et une très faible partie des parois latérales sont épaissies et lignifiées, donc vertes (pl. V, 5 et 6) ; le reste des parois latérales et la paroi externe sont plus fins et subérifiés (couleur brun clair). C'est au niveau des parois latérales, les plus fines de toutes, que se fera la rupture. En examinant à plat la partie externe d'un feuillet détaché d'un axe, on observe un réseau formé par les parois latérales épaissies en partie. La paroi interne présente de nombreuses stries longitudinales souvent anastomosées (pl. V, 3 et 4).

Les auteurs ayant étudié *Boswellia papyrifera* avaient remarqué que les parois des cellules phelloïdes étaient silicifiées ; d'après PETER, il en est de même chez « *B. carteri* ». HÖHNEL (1878 : 607) et PETER (1903 : 523) constatent, respectivement chez *B. papyrifera* et « *B. carteri* », que la desquamation ne se fait pas à chaque couche de cellules phelloïdes, si bien que les feuilletts détachés contiennent de telles cellules n'ayant pas fonctionné. Ce fait n'a pas été observé dans nos échantillons.

Le périderme, et plus précisément le suber, a donc une structure assez particulière, due surtout à la présence de cellules phelloïdes. Leur rupture en deux parties permet la

1. En fait, nous ne pouvons pas préciser si elle provient d'un recloisonnement péricline des cellules de l'épiderme ou si elle dérive de l'assise sous-épidermique. Ce qui est certain, c'est qu'elle n'est pas d'origine profonde, car dans les jeunes tiges l'épiderme recouvre directement la première assise de suber.

desquamation. Ainsi, sur la face externe d'un feuillet on trouvera la paroi lignifiée des cellules phelloïdes et, sur la face interne du feuillet précédemment exfolié, on aura le reste de l'assise, c'est-à-dire les parois subérifiées. Ce type de desquamation peut être rapproché de ce que l'on observe sur l'« écorce » de bouleau, où le liège est constitué d'une alternance de couches de cellules à parois fines et épaisses (liège mou et liège dur) ; la rupture se fait au niveau des cellules à parois fines. Cependant, le mécanisme est plus complexe chez *Boswellia* du fait de l'architecture particulière des cellules phelloïdes. Dans un cas comme dans l'autre, il ne s'agit pas d'un rhytidome puisque celui-ci implique le fonctionnement d'assises génératrices successives.

Chez *B. sacra*, nous avons vu que le phellogène était d'origine sous-épidermique ; il est remarquable de constater que cette assise fonctionne la première, avant le cambium libéro-ligneux ce qui, semble-t-il, est un cas exceptionnel.

Quant au phelloderme, il se remarque par son épaisseur relativement importante et par la sclérification de certaines de ses cellules.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUE

- BARY, A. DE, 1877. — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, xvi + 663 p., 241 fig.
- BOUREAU, Ed., 1952. — L'évolution des végétaux et l'anatomie des plantules. *Annls Biol.*, **28** (7-8) : 163-191, 19 + 2 fig.
- GUILLAUMIN, A., 1909. — Recherches sur la structure et le développement des Burséracées, application à la systématique. *Annls Sci. nat., Bot.*, 9<sup>e</sup> sér., **10** : 201-302, 62 fig.
- HÖHNEL, F. VON, 1878. — Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. *Sber. Akad. Wiss., Wien, Math.-Nat. Kl.*, **76** (1) : 507-662, pl. I et II.
- METCALFE, C. R., & L. CHALK, 1950. — Anatomy of the Dicotyledons. Clarendon Press, Oxford, **1** : 341-349, fig. 78 et 79.
- MOELLER, J., 1882. — Anatomie des Baumrinden. Vergleichende Studien, Berlin, viii + 447 p., 146 fig.
- MOHL, H. VON, 1861. — Über das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen. *Bot. Zeit.*, **19** (30) : 209-215 ; **19** (31) : 217-221 ; **19** (32) : 225-231.
- PETER, A., 1903. — Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Boswellia carteri* Birdw. *Sber. Akad. Wiss., Wien, Math.-Nat. Kl.*, **112** (1) : 511-534, pl. 1-3.
- TSCHIRCH, A., 1906. — Die Harze und die Harzbehälter mit Einschluss der Milchsäfte. Leipzig, xxii + 1268 p., 104 fig.
- WEBBER, I. E., 1941. — Systematic anatomy of the woods of the Burseraceae. *Lilloa*, **6** : 441-465, pl. I-IV.

*Manuscrit déposé le 8 mars 1979.*

PLANCHE I

1. — Coupe transversale de la racine au niveau de la zone pilifère.
2. — Coupe transversale de la racine au niveau de la zone pilifère : détail du cylindre central. Faisceaux de xylème primaire en alternance avec les faisceaux de phloème primaire. Chacun de ces derniers contient un canal sécréteur. Près des pôles ligneux, on remarque quelques cloisonnements périclines indiquant la formation du futur cambium (c). Le péricycle comprend 2 assises de cellules. Les cellules de l'endoderme (e) ont des parois radiales sinueuses avec un léger épaissement lignifié (cadre de Caspary).
3. — Coupe transversale de la racine au niveau de la zone subéreuse. En plus du xylème primaire centripète, on remarque quelques cellules de xylème primaire intermédiaire tangentiel.
4. — Coupe transversale de la base de l'hypocotyle. Les éléments de xylème primaire tangentiel se développent et se rejoignent d'un faisceau à l'autre ; le xylème devient alors superposé au phloème ; le diamètre de la moelle augmente.
5. — Coupe transversale au milieu de l'hypocotyle. Le xylème primaire centripète n'est plus représenté que par quelques petites cellules (x). Le xylème fonctionnel est centrifuge et superposé au phloème.
6. — Coupe transversale au sommet de l'hypocotyle, à la base de l'insertion des cotylédons. La moelle s'est beaucoup développée. Le xylème primaire centripète alterne n'existe plus que sous forme de traces (x).
7. — Détail de la coupe précédente. Le xylème centripète alterne est presque totalement résorbé ; seule sa trace subsiste (x).

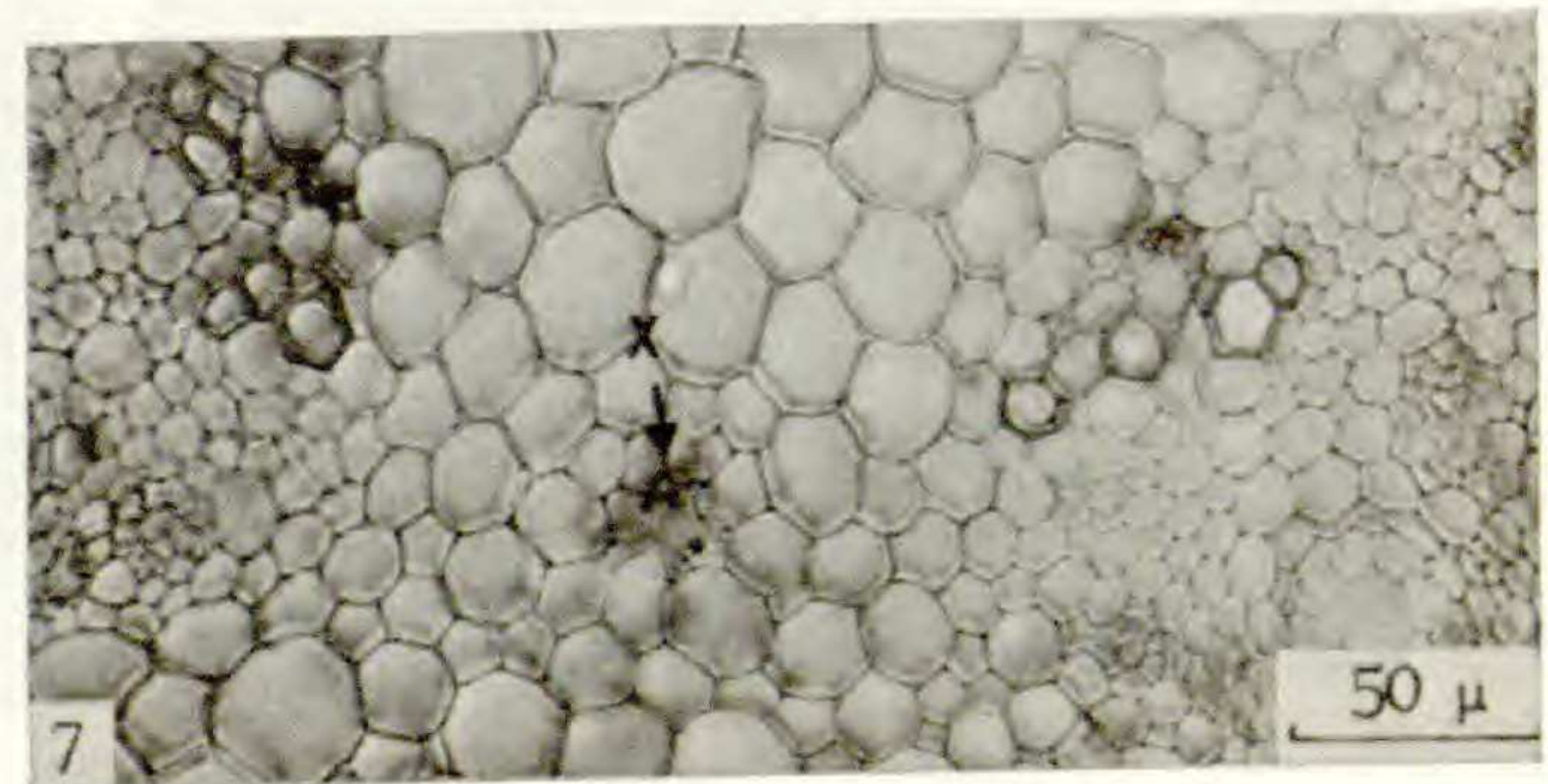
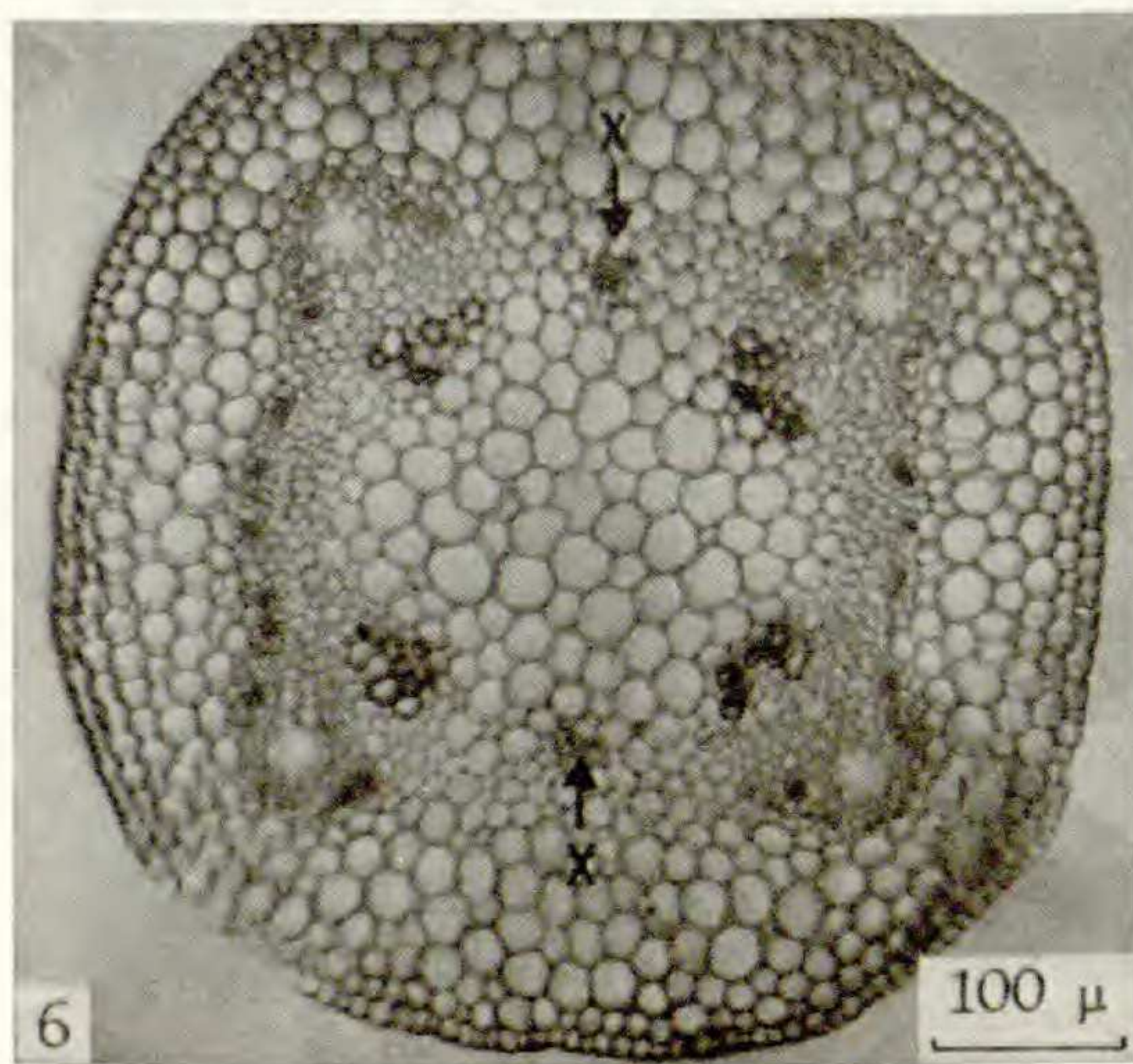
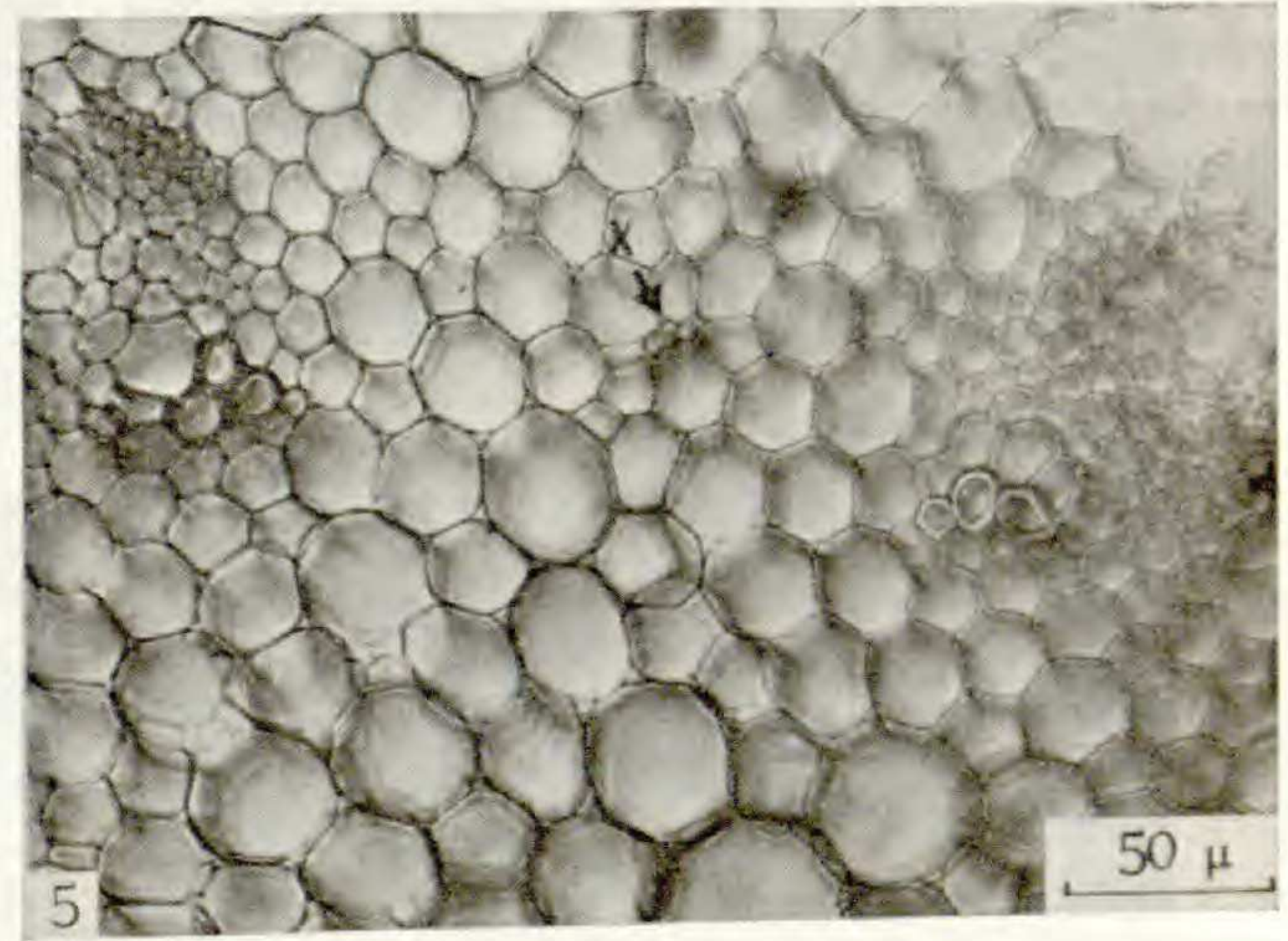
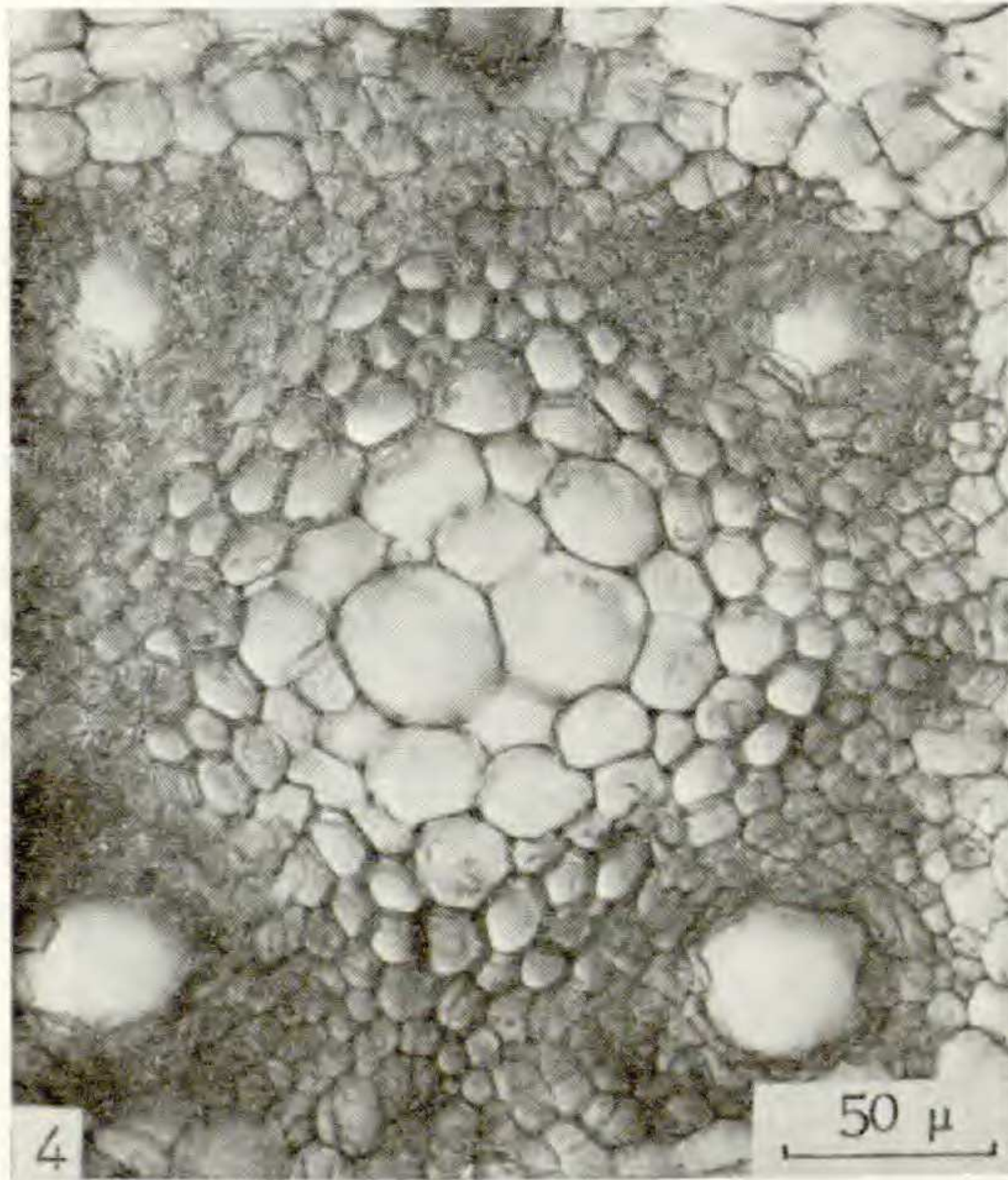
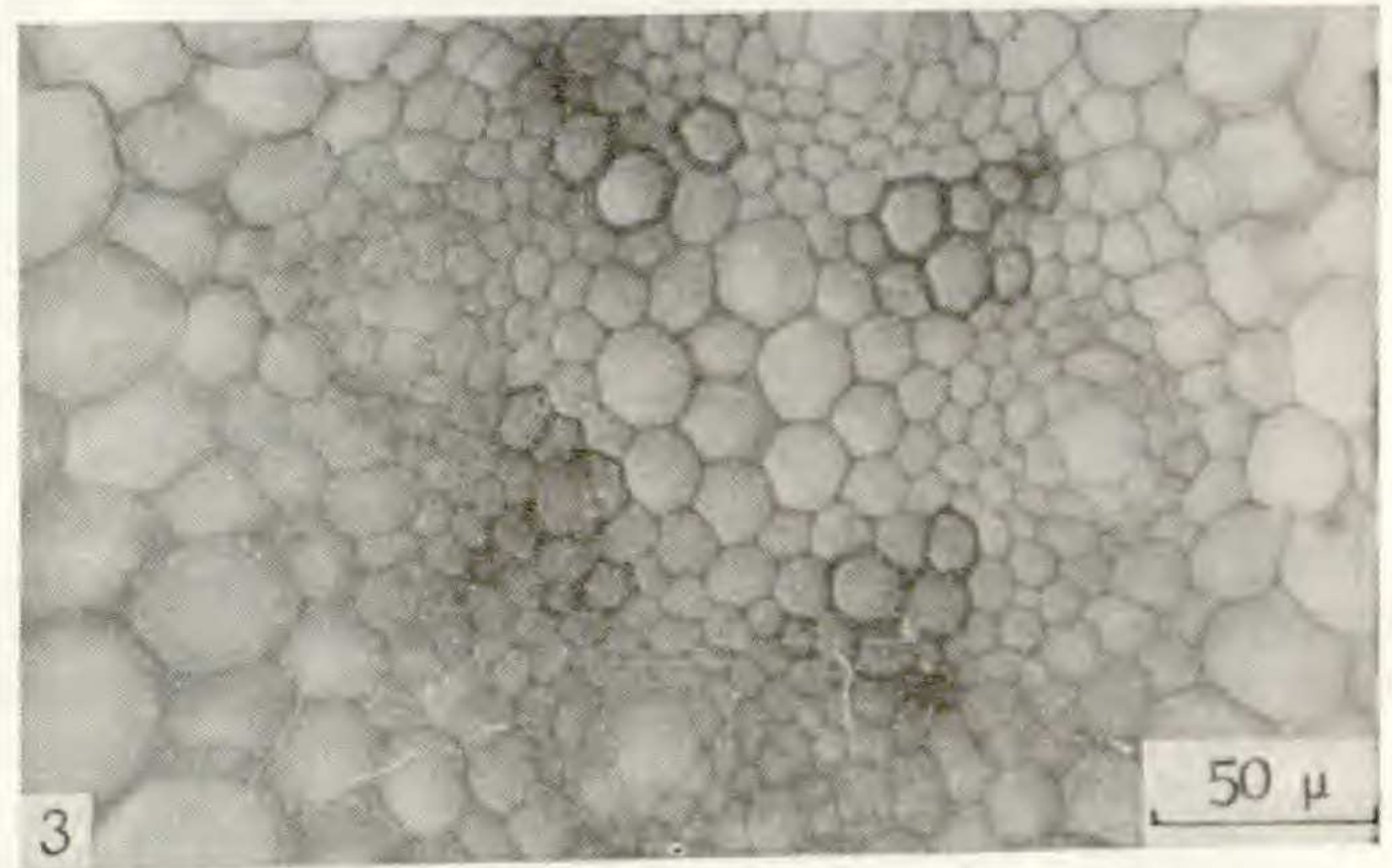
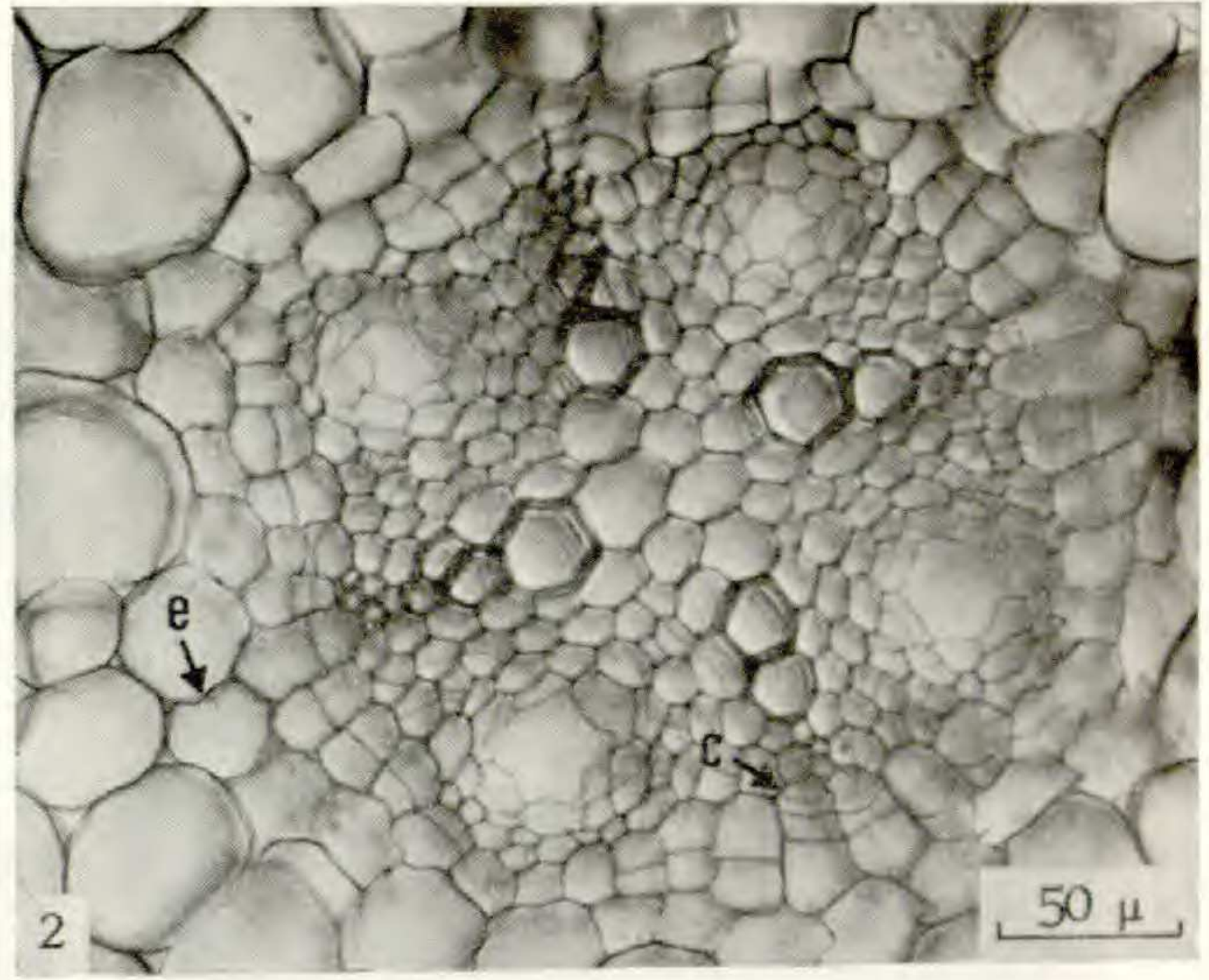
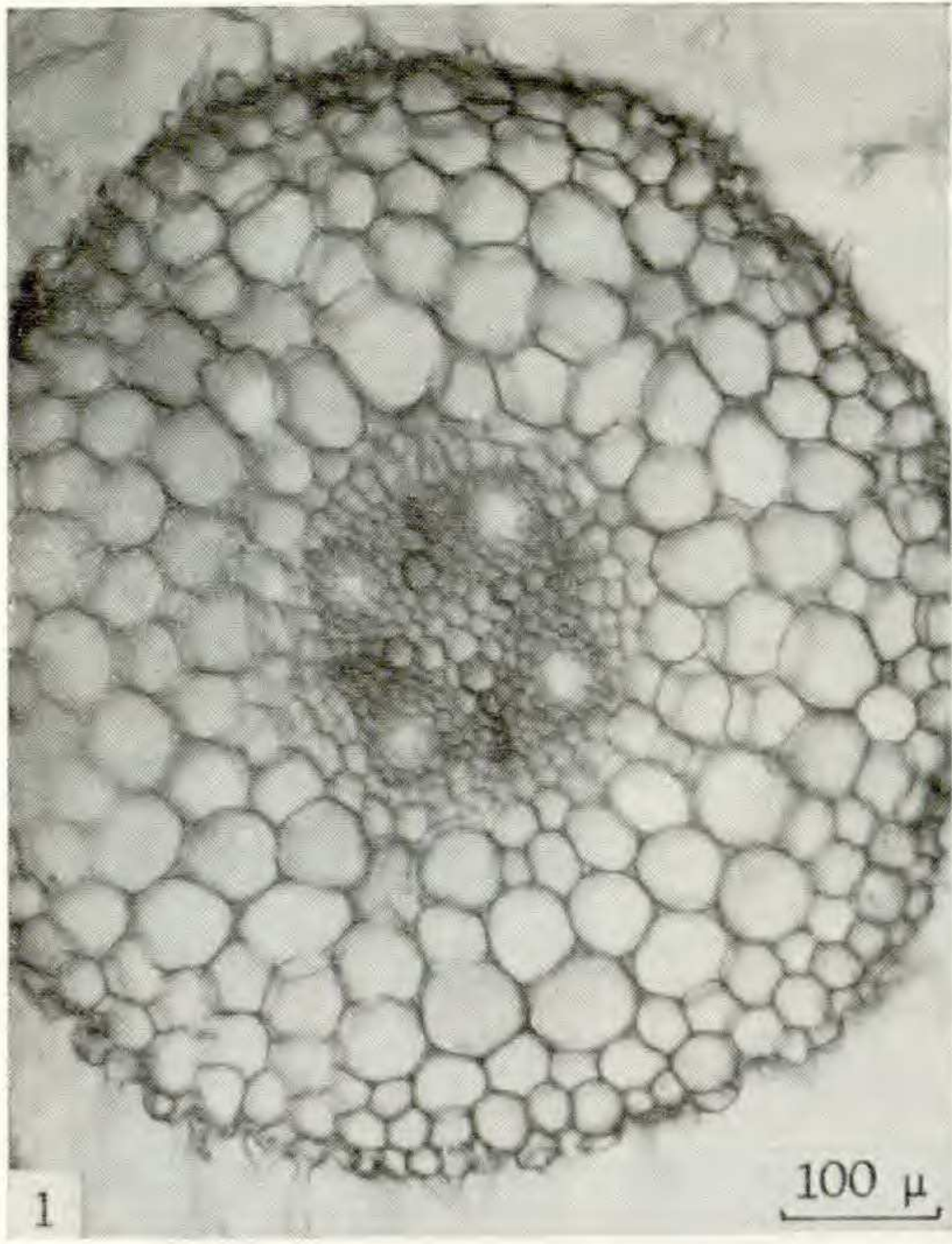


PLANCHE I

PLANCHE II

1. — Aspect extérieur d'une branche de *Boswellia sacra*, section transversale polie, feuillet de suber isolé. Remarquer à gauche le mode de desquamation des feuillets de suber par déchirements transversaux et enroulement.
2. — Coupe transversale d'une branche montrant principalement la grande épaisseur du liber, dont les canaux sécréteurs verticaux, entourés de parenchyme aliforme, sont disposés en cercles concentriques.
3. — Parenchyme médullaire et premiers éléments de xylème (coupe transversale). De nombreuses cellules de parenchyme ont des parois légèrement épaissies et lignifiées. A la périphérie de la moelle, on trouve des canaux sécréteurs verticaux bordés de cellules sécrétrices et entourés, surtout du côté abaxial, par de petites cellules parenchymateuses.
4. — Aspect général de la coupe transversale du xylème secondaire montrant la disposition des vaisseaux.
5. — Détail de la coupe transversale du xylème secondaire. Au centre, un rayon ligneux dont une cellule renferme un cristal d'oxalate de calcium. Les fibres contiennent des grains d'amidon. Les cellules de parenchyme paratrachéal sont rares, reconnaissables à leurs petites ponctuations simples (p).

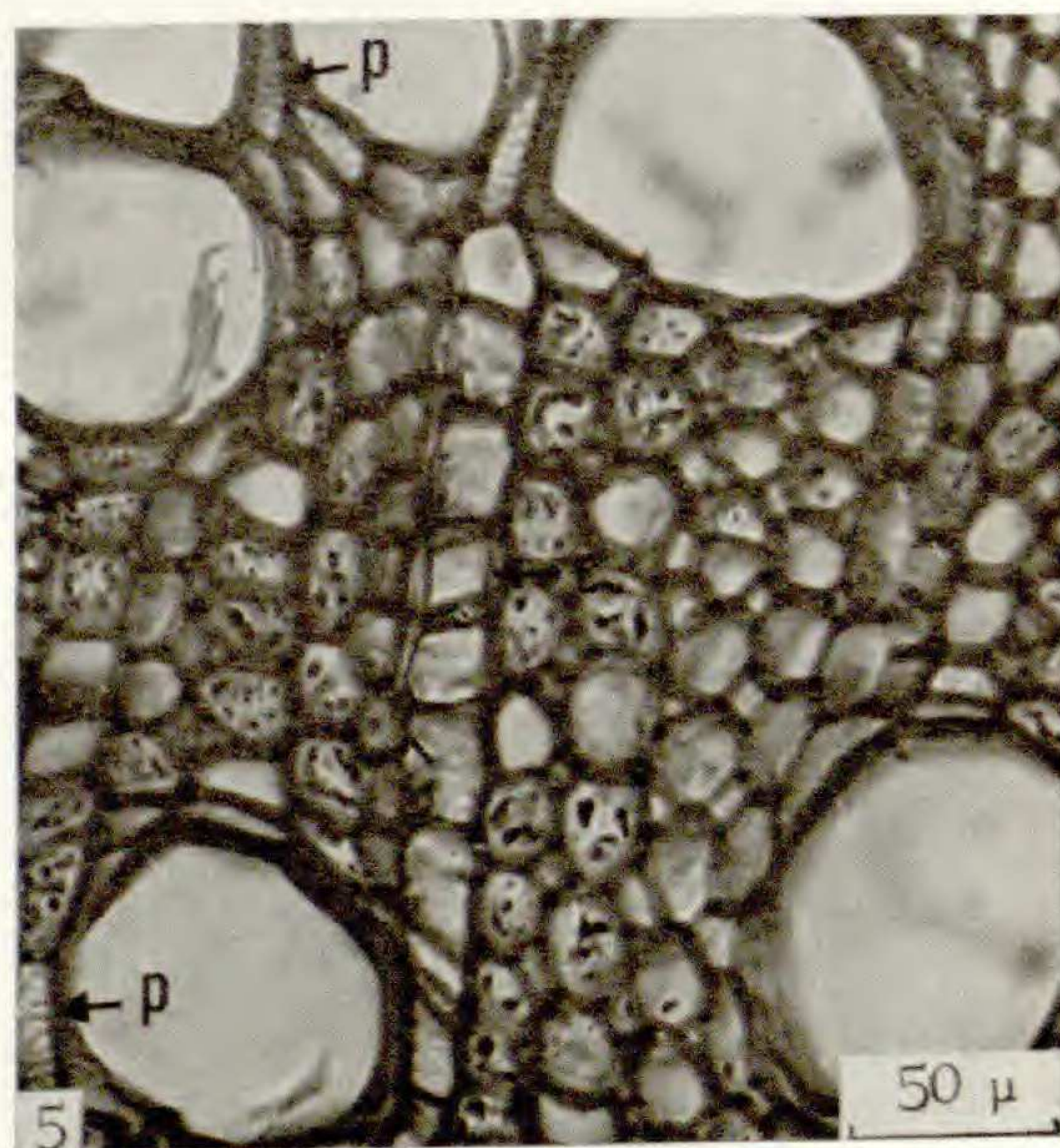
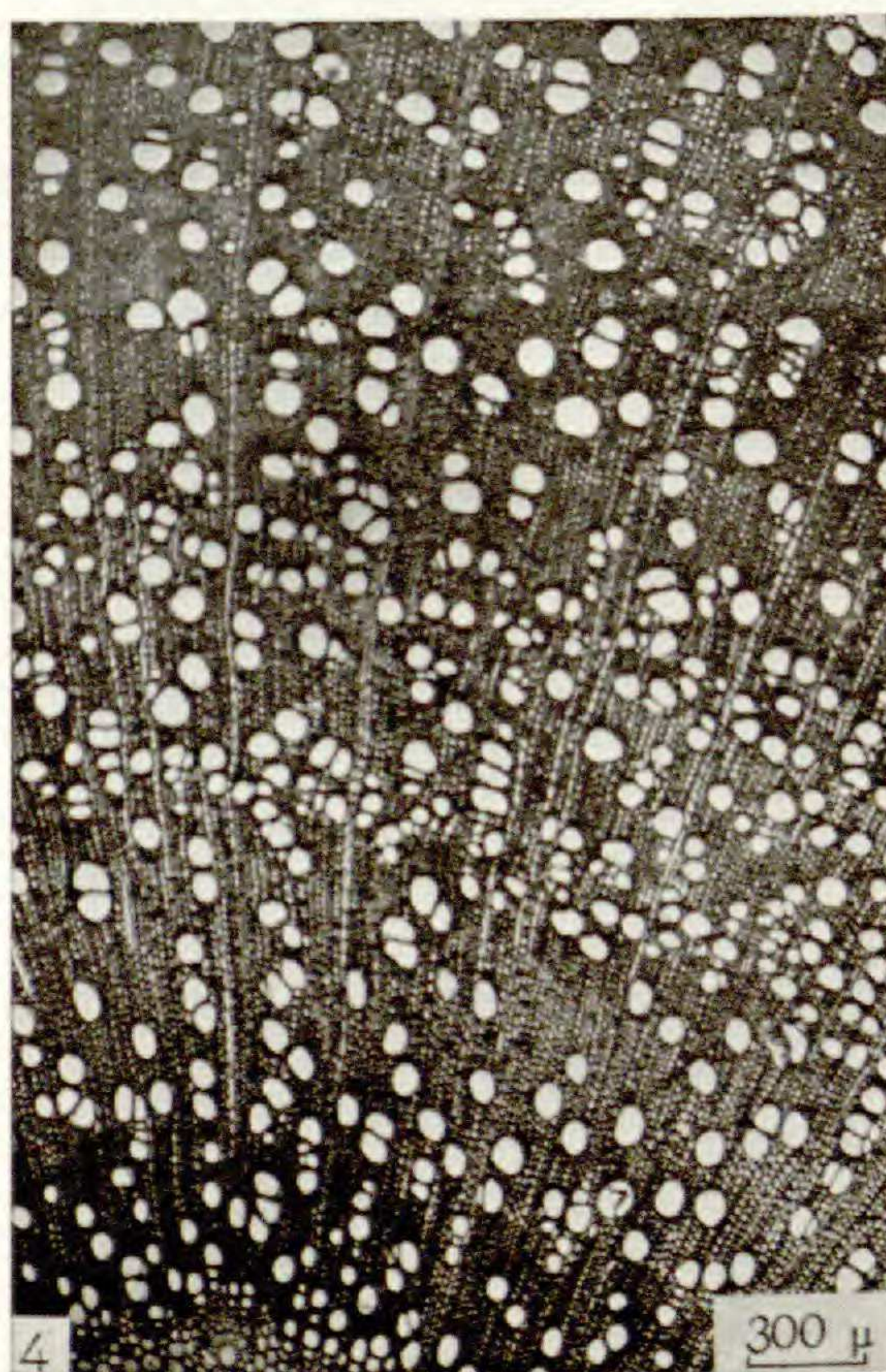
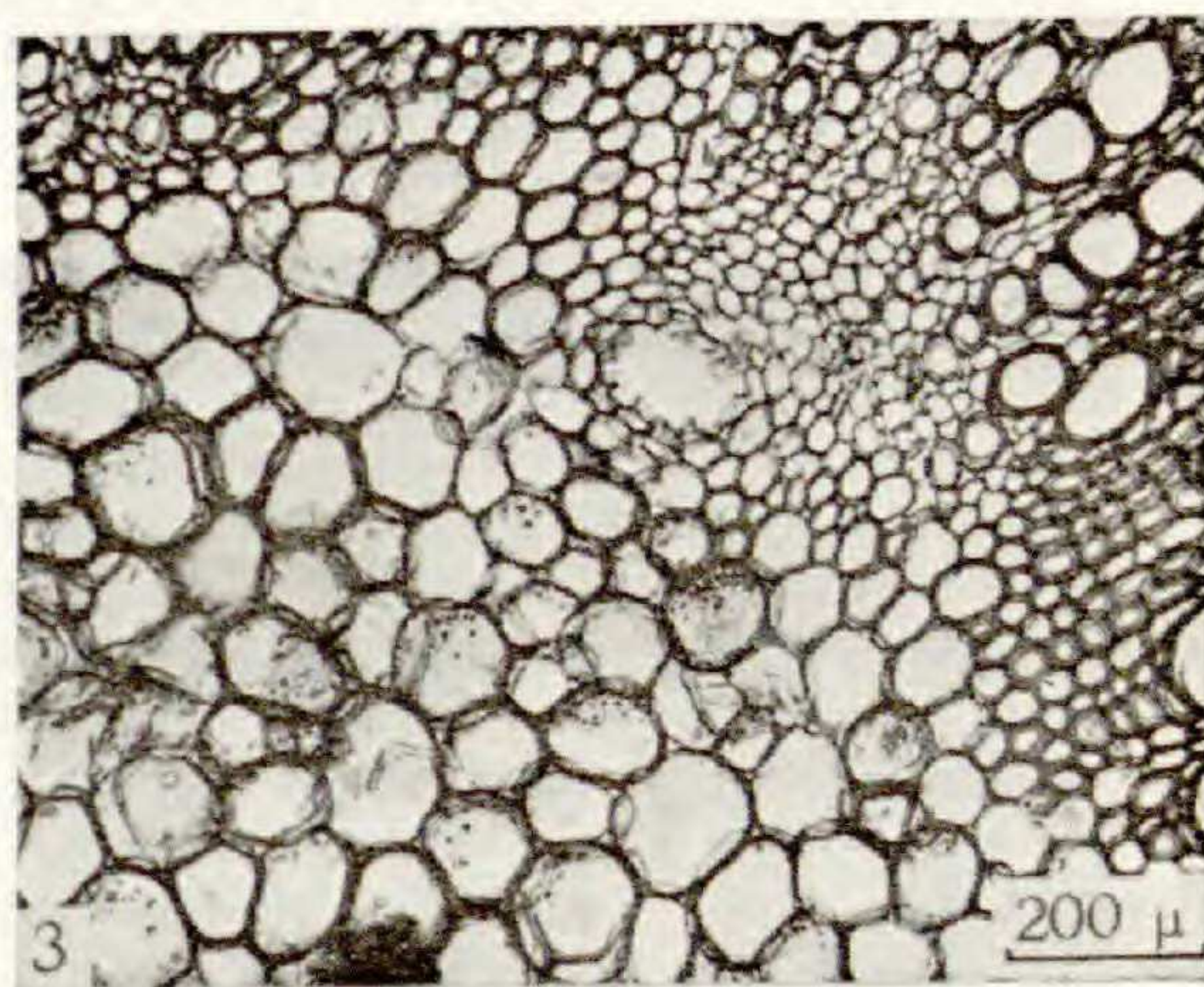
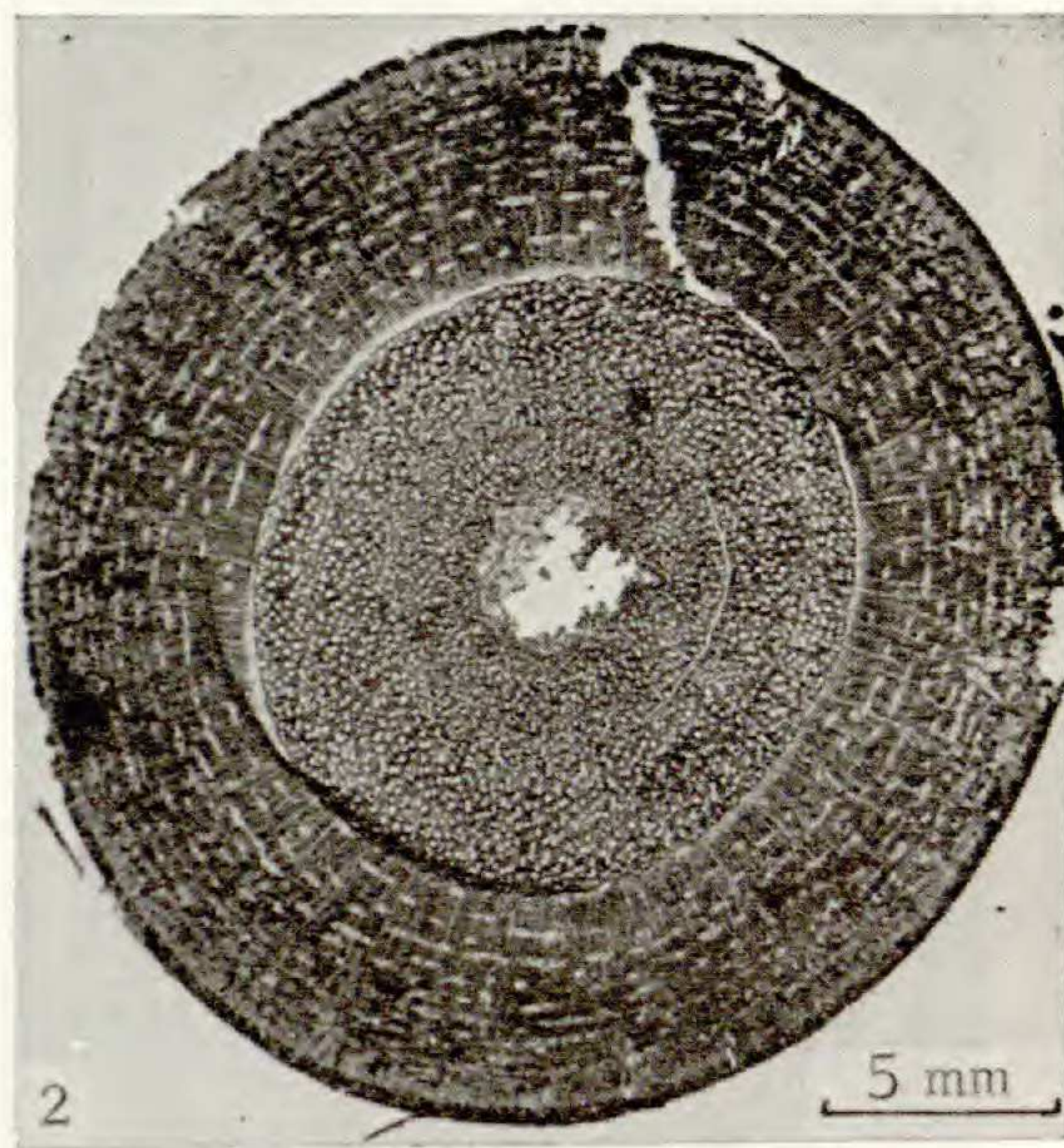
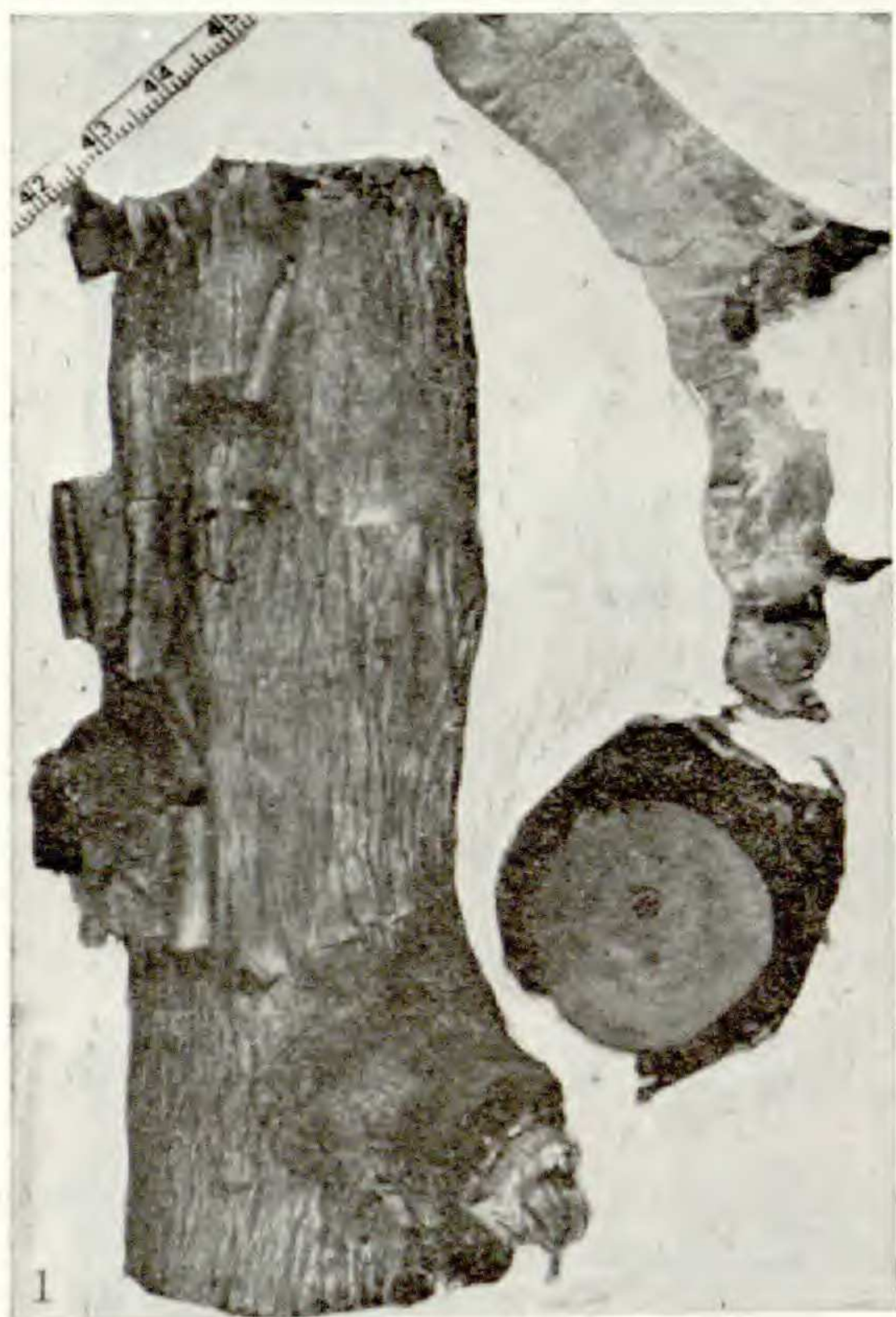


PLANCHE II

PLANCHE III

1. — Coupe tangentielle du bois : aspect des rayons ligneux, des vaisseaux dont les éléments ont des marges de perforations plutôt inclinées, et des fibres renfermant de l'amidon.
2. — Détail du plan tangentiel : rayon bisérié dont on remarque les ponctuations simples des cellules ; fibres septées à terminaisons effilées, contenant de nombreux grains d'amidon.
3. — Plan tangentiel : détail d'un rayon pourvu d'un canal sécréteur.
4. — Plan tangentiel : ponctuations entre deux éléments de vaisseaux. Leur forme est plutôt hexagonale ; elles sont contiguës et leur lumen est étiré horizontalement.
5. — Plan radial. Les rayons sont hétérogènes, composés de cellules couchées, carrées et dressées contenant des grains d'amidon. Remarquer la perforation simple du vaisseau. Les ponctuations vaisseau-rayon sont étirées horizontalement, simples ou plus ou moins aréolées (en haut).
6. — Plan radial. Les fibres septées contiennent des grains d'amidon et présentent de très petites ponctuations.

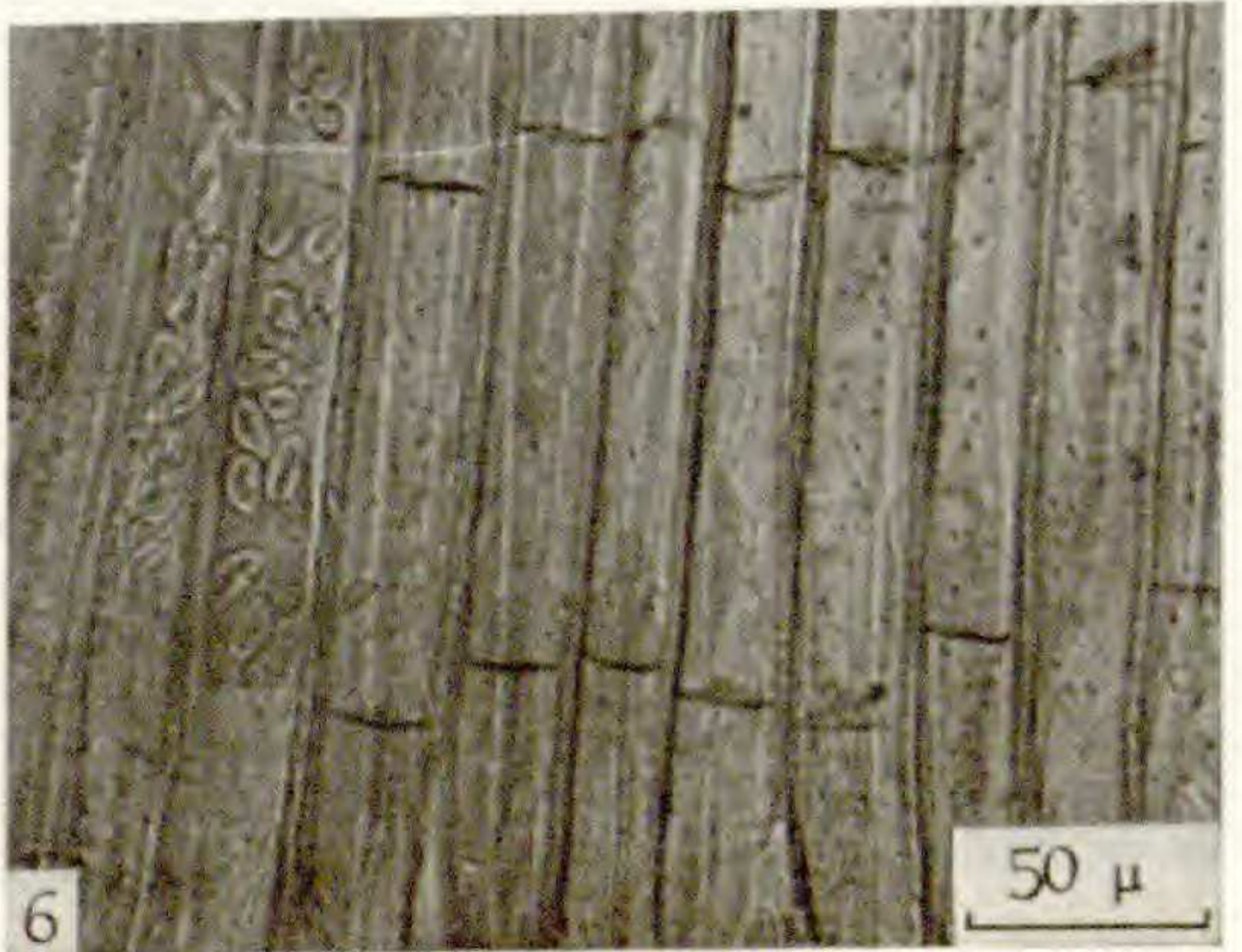
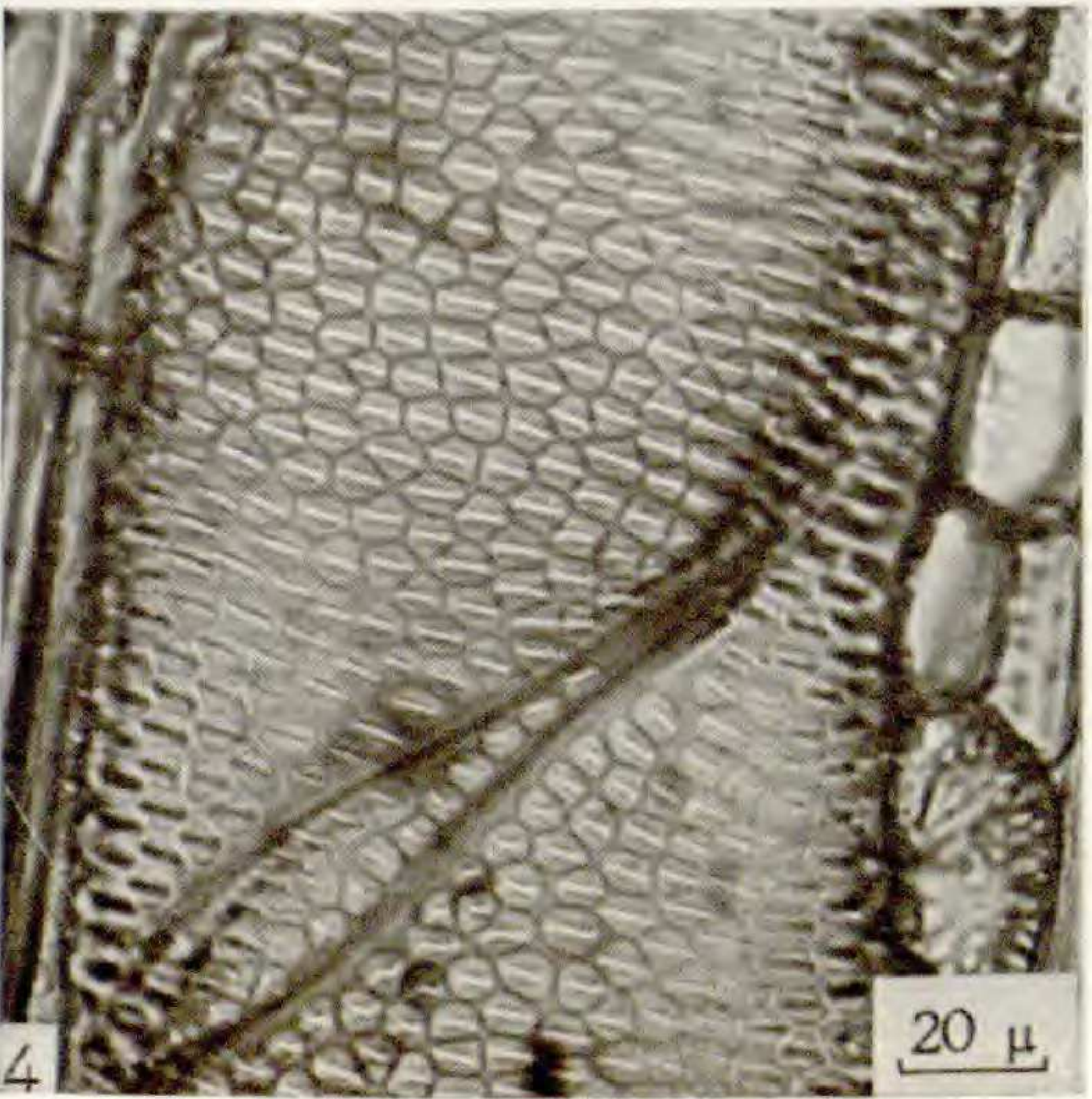
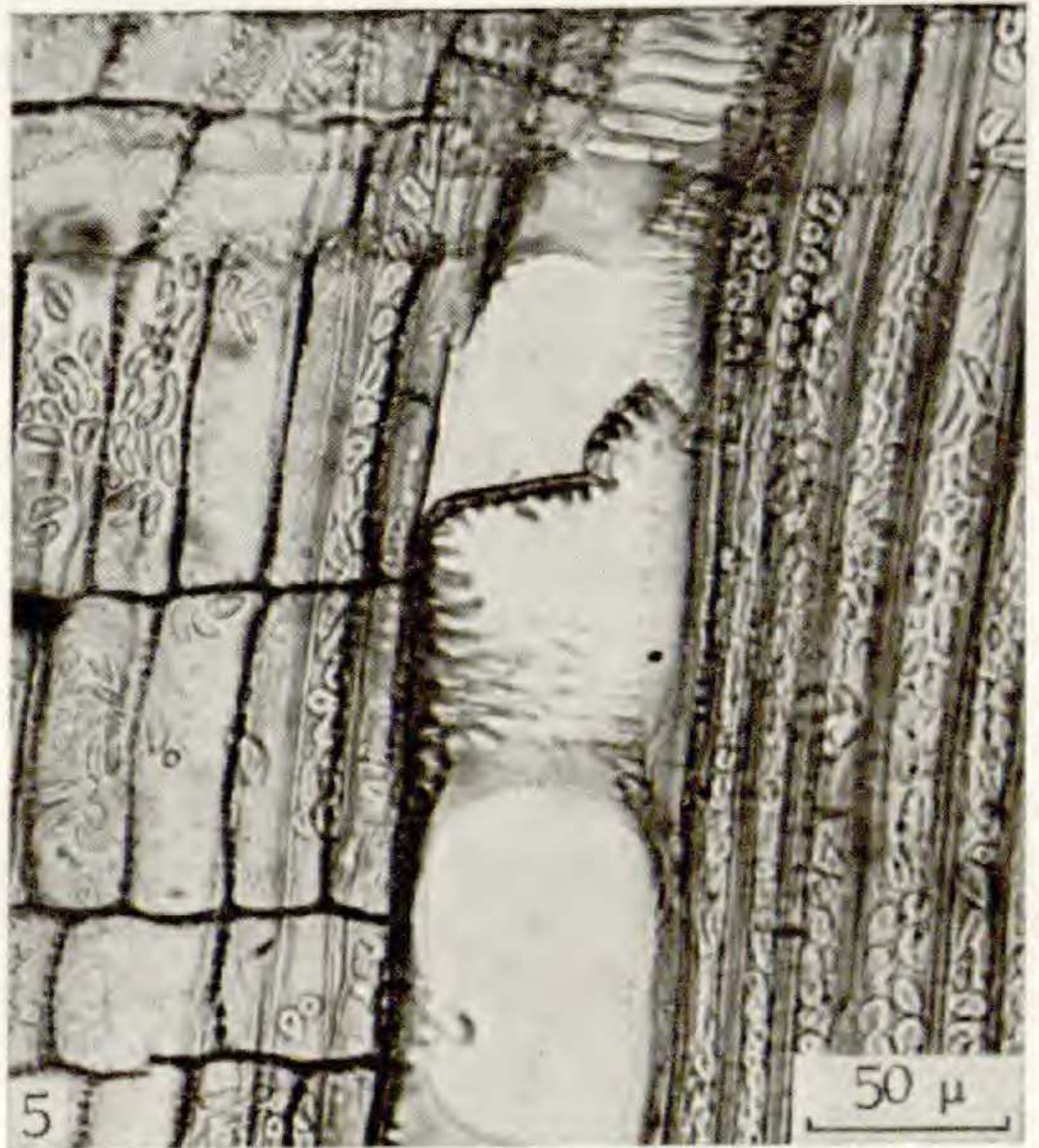
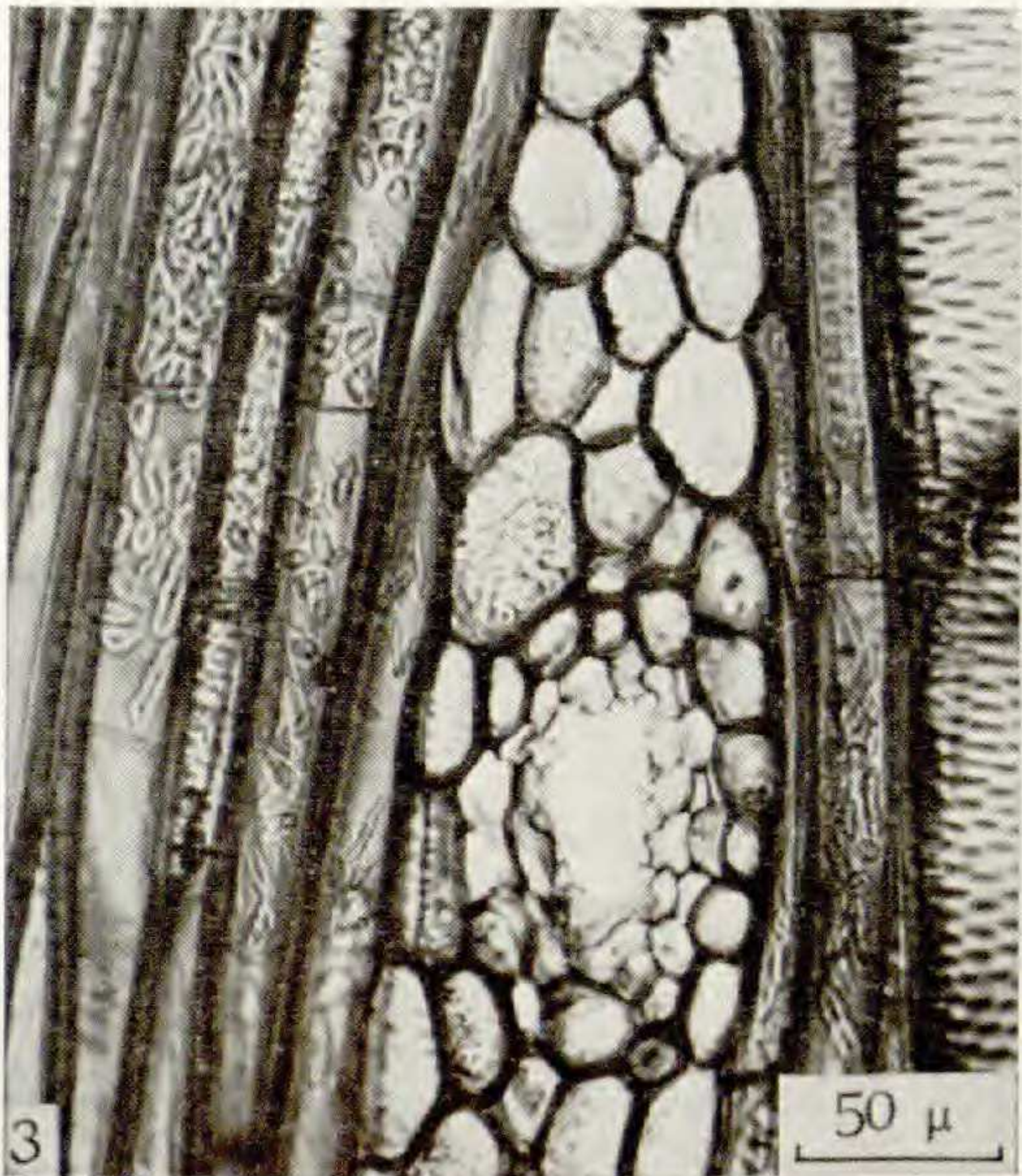


PLANCHE III

PLANCHE IV

1. — Vue générale du liber en coupe transversale. On remarque : près du bois, la zone cambiale et le liber dont les tubes criblés sont fonctionnels (1) ; une zone où les tubes criblés sont écrasés et dessinent des lisérés foncés de direction tangentielle (2) ; puis, vers la périphérie, les tubes criblés écrasés forment des figures plus complexes que dans la zone précédente ; les rayons deviennent sinueux et semblent s'élargir brusquement : ils sont remplacés par du parenchyme (3). Remarquer les canaux sécréteurs verticaux entourés de parenchyme aliforme. Ils sont absents (ou exceptionnels) dans la zone 1. Vers l'extérieur : périderme (4).
2. — Détail de la coupe transversale du liber au début de la zone 3. La parenchymatisation est importante. Les fibres libériennes forment des amas disposés en lignes tangentielles.
3. — Détail de la coupe transversale à la limite de la zone 3 et du périderme : les massifs de fibres périphloémiennes primaires (f) ont tendance à se disloquer et à être inclus dans le liber au fur et à mesure de sa croissance.
4. — Vue générale du plan tangentiel : deux rayons possèdent un canal sécréteur ; parenchyme ; canal sécréteur vertical.
5. — Détail d'un rayon contenant un canal sécréteur.
6. — Plan tangentiel : communication d'un canal sécréteur radial et d'un canal vertical.
7. — Plan radial au début de la zone 3. Les canaux sécréteurs tangentiels apparaissent au milieu d'îlots de parenchyme faisant suite aux rayons. Ces canaux communiquent avec les canaux verticaux.
8. — Plan transversal : canal tangentiel en communication avec deux canaux verticaux.
9. — Plan radial : détail des fibres libériennes septées. Les cristaux sont très abondants à la périphérie des massifs.



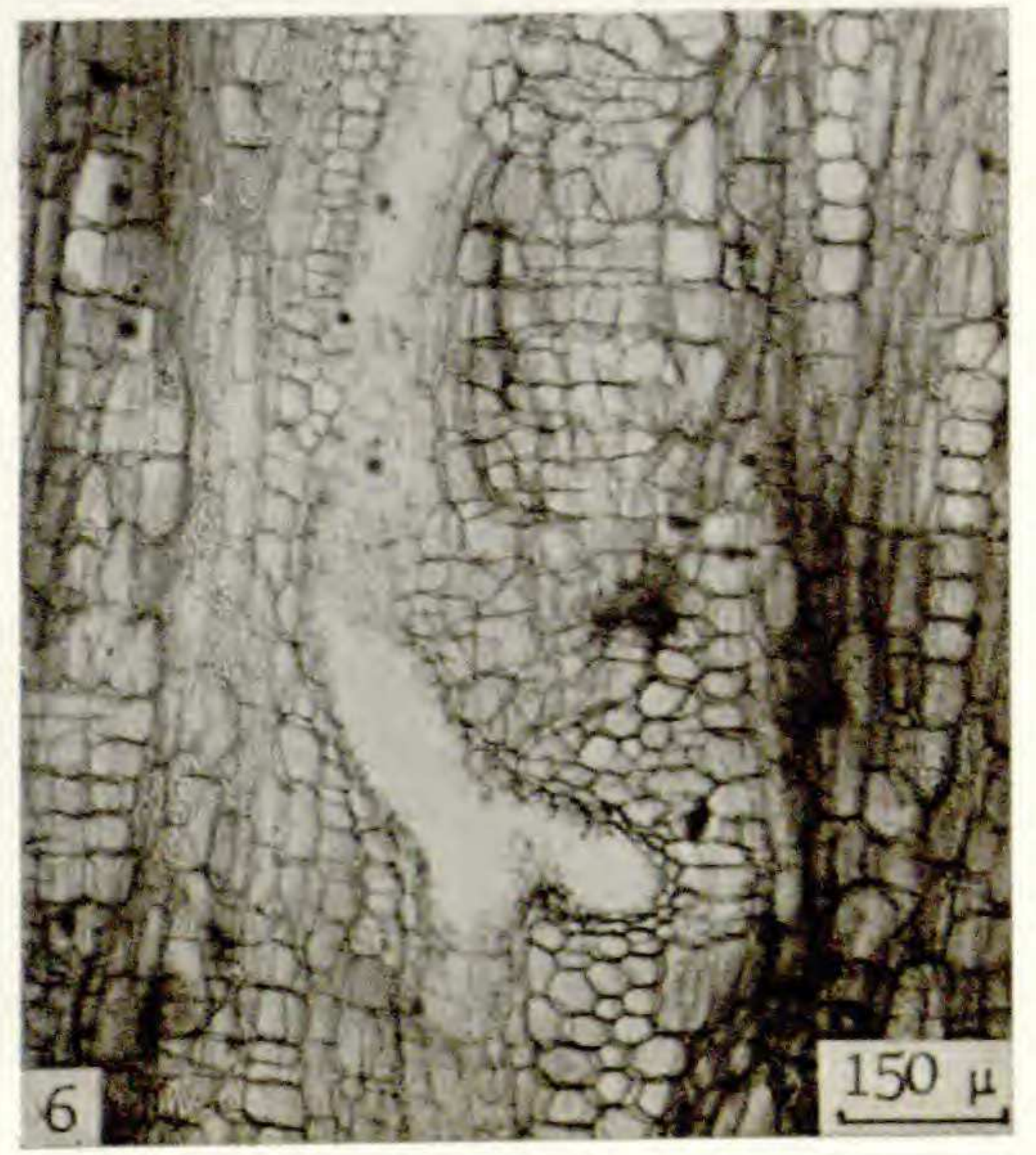
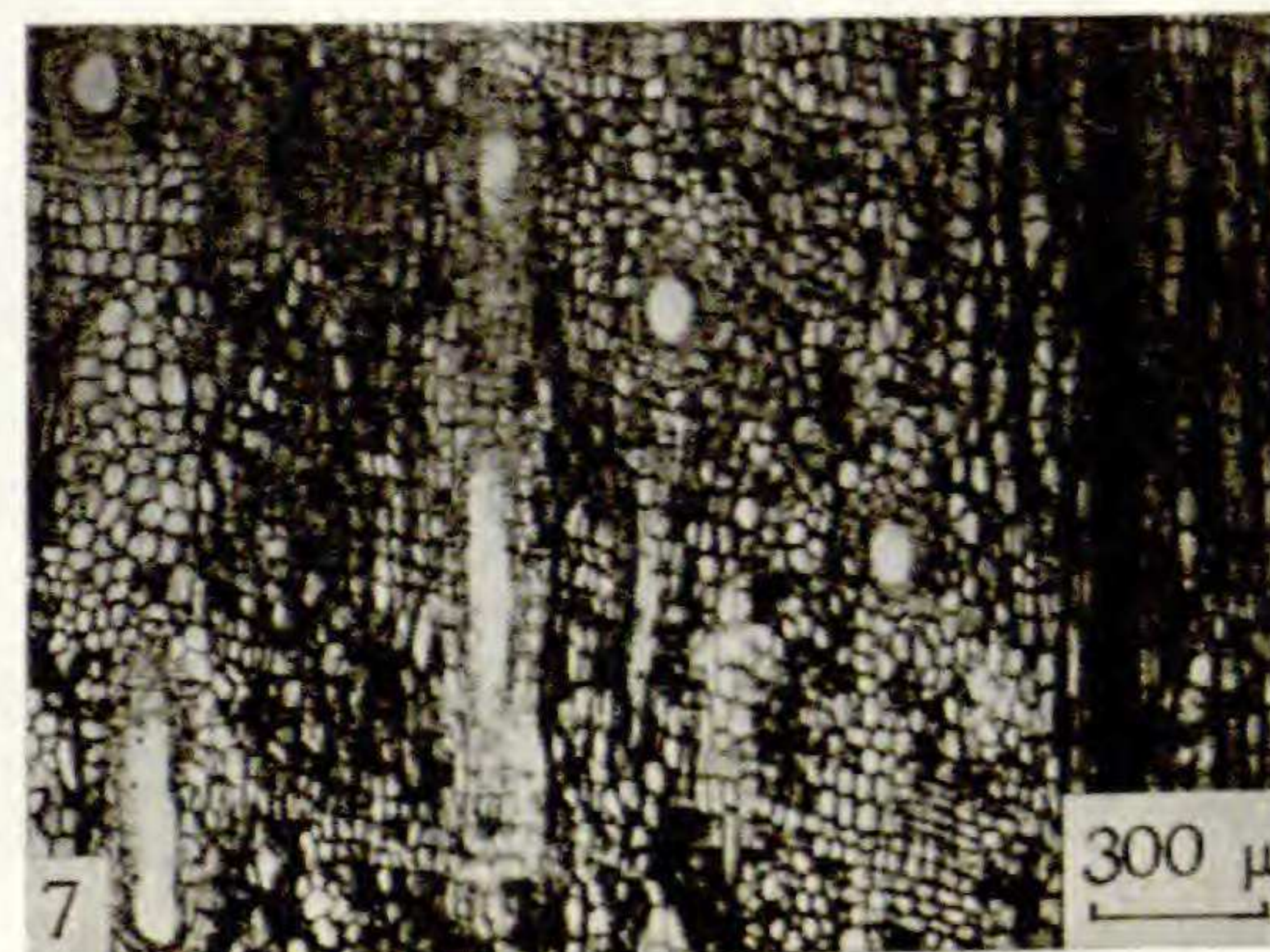
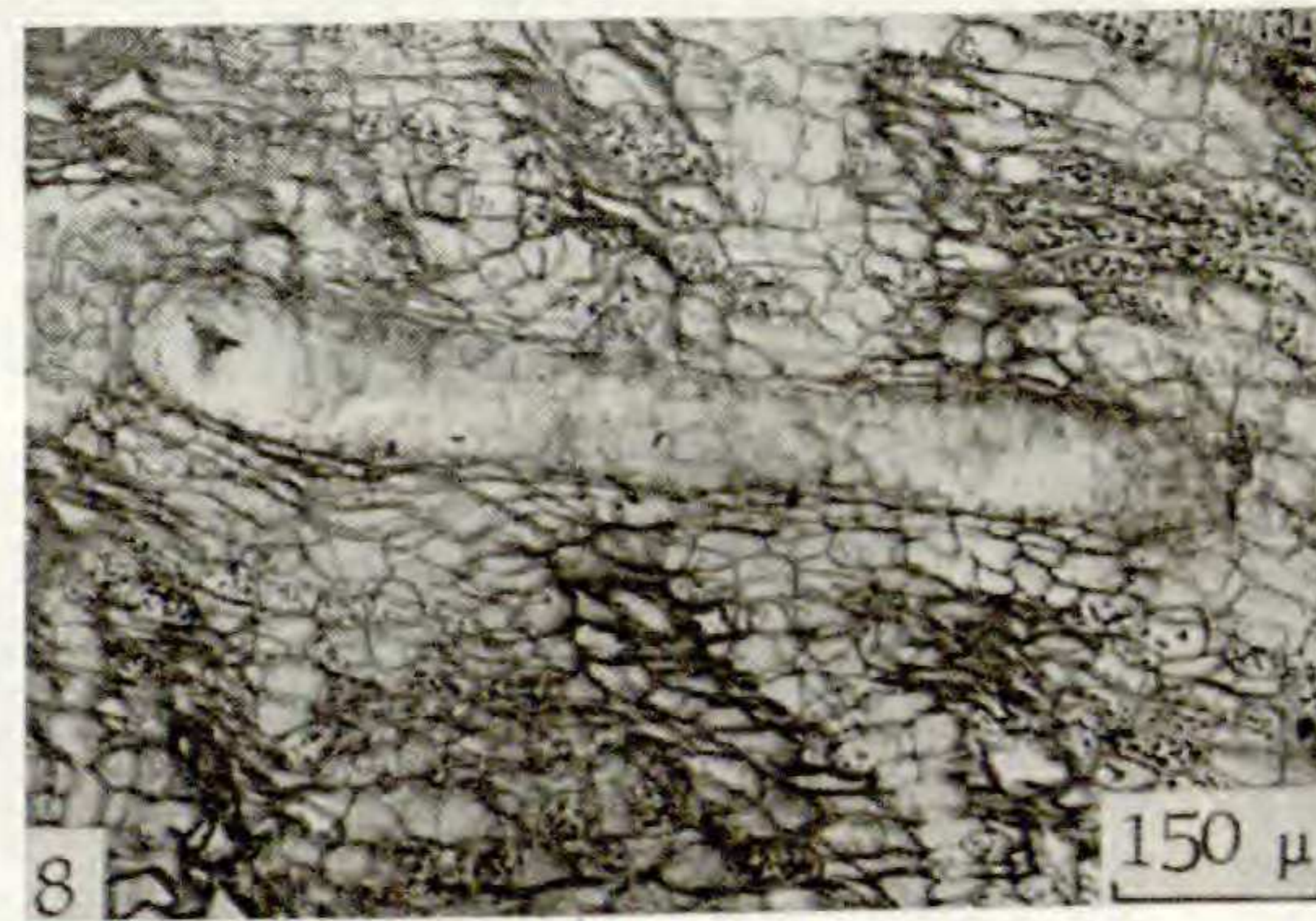
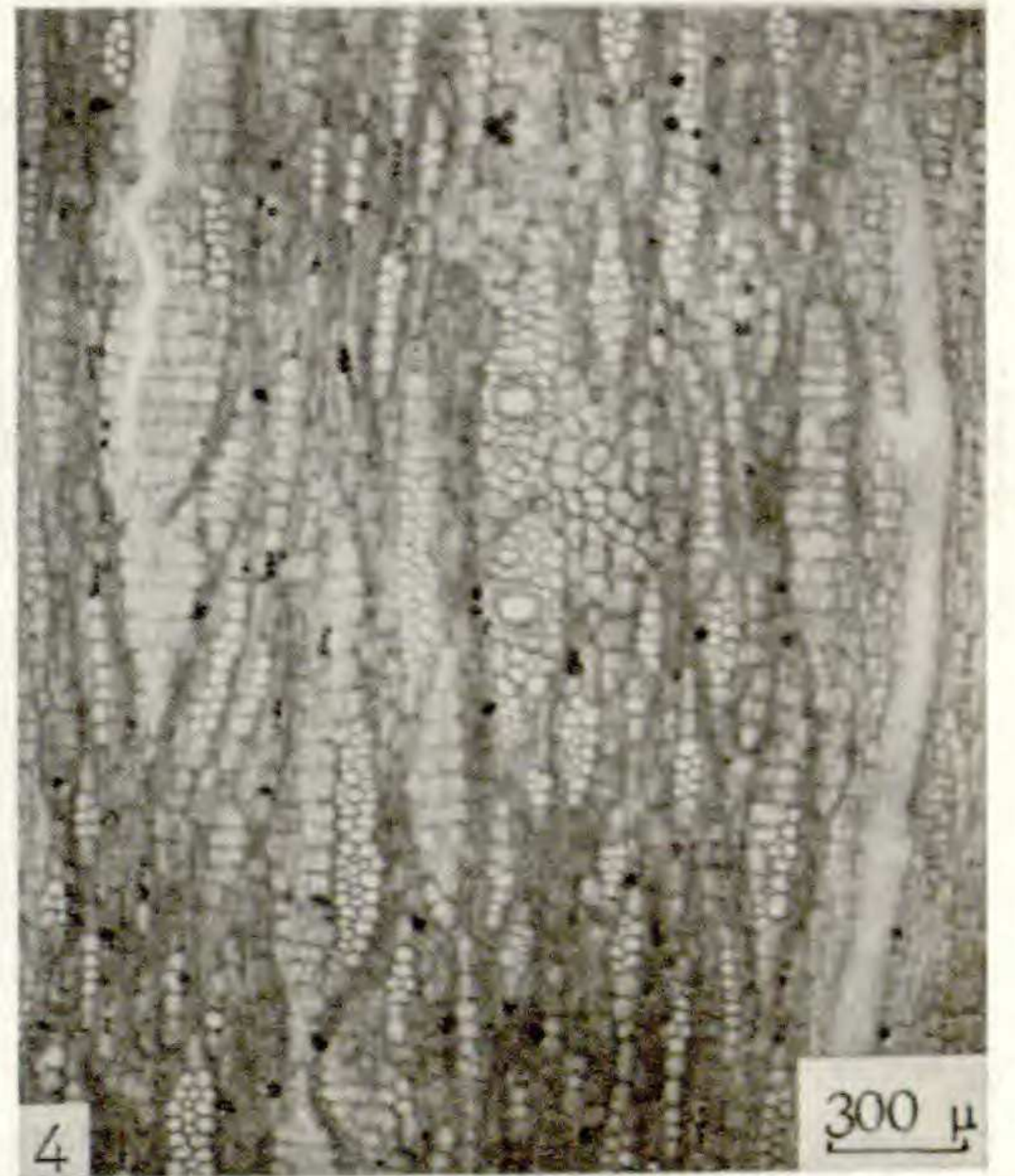
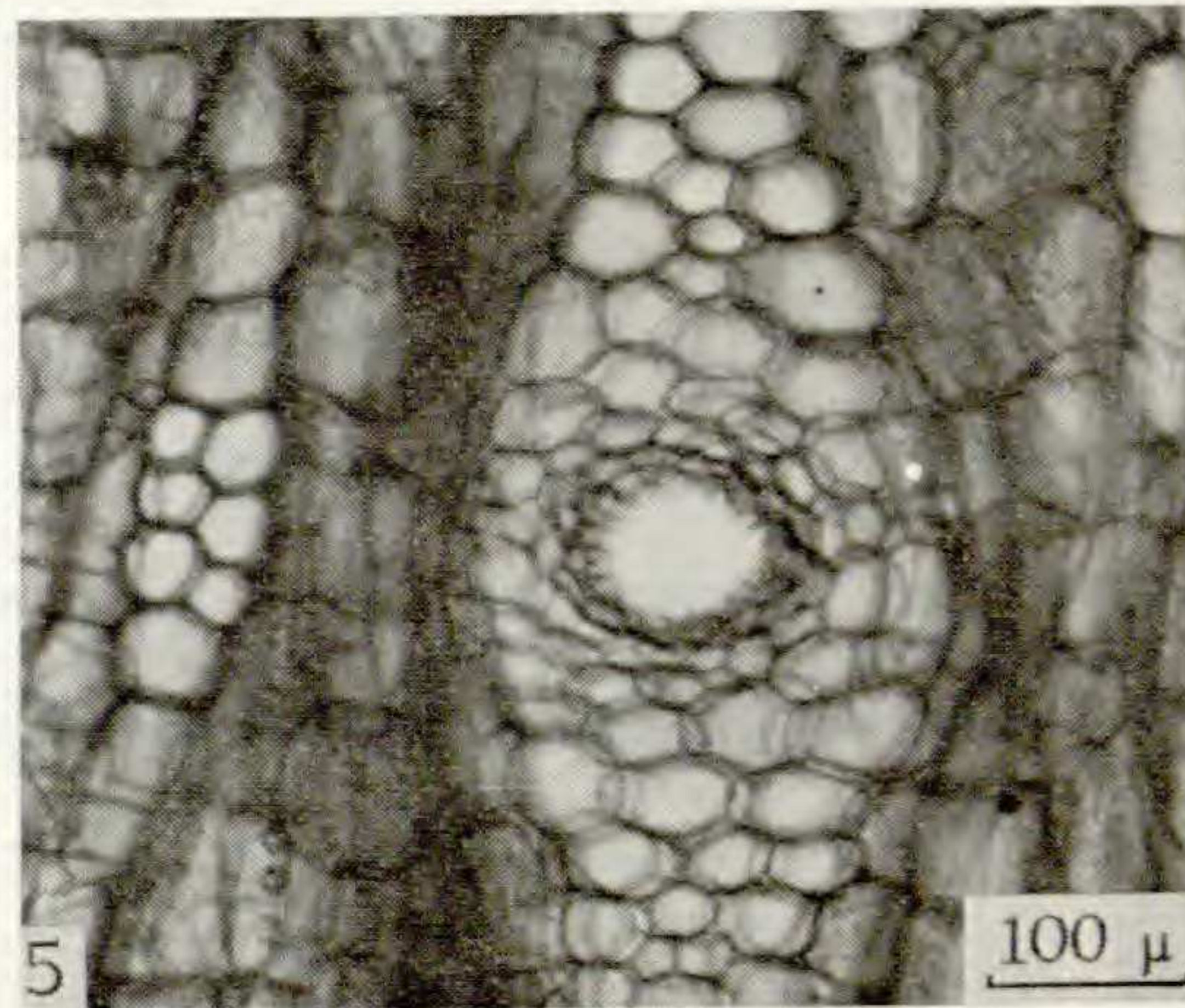
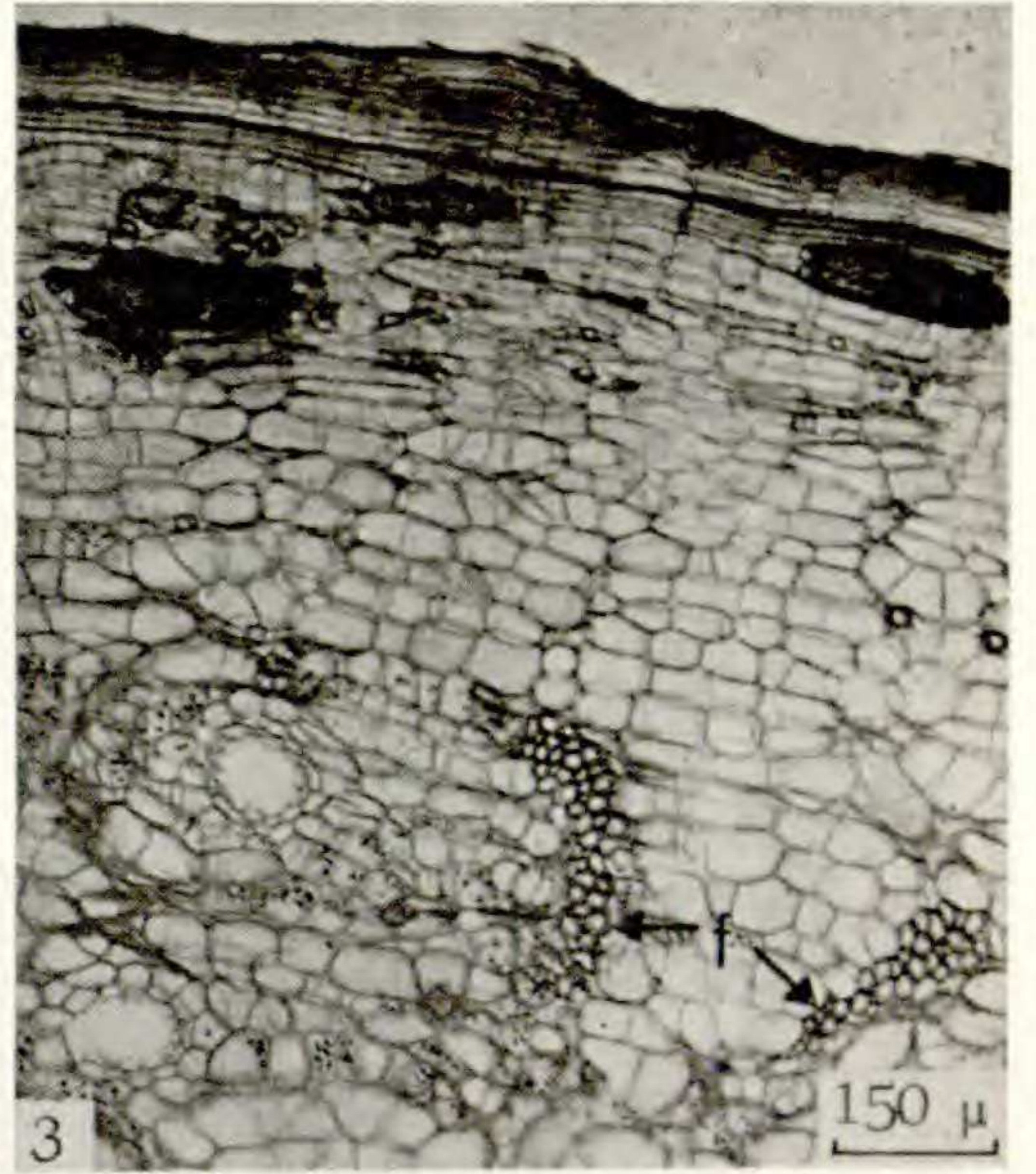
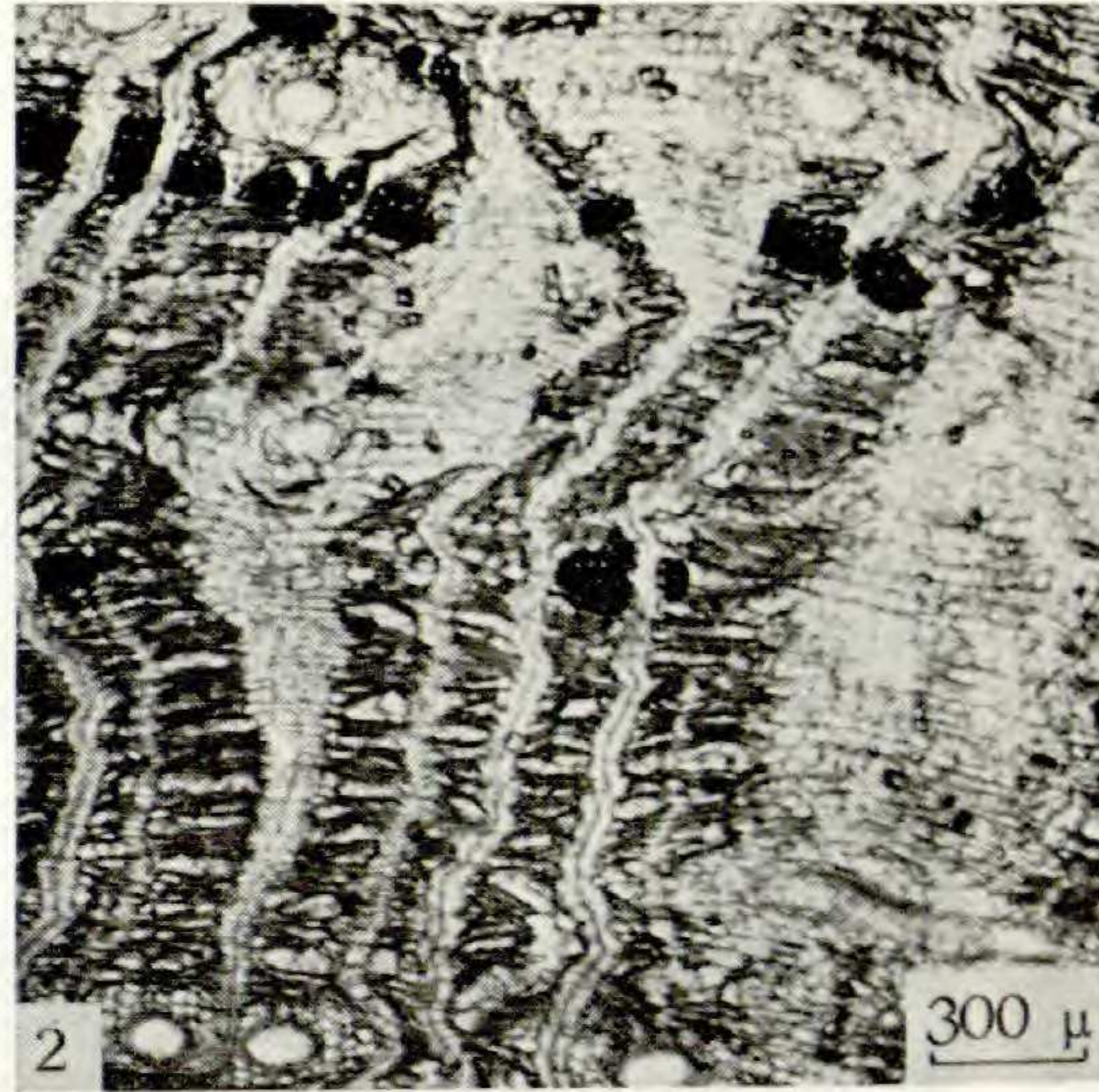
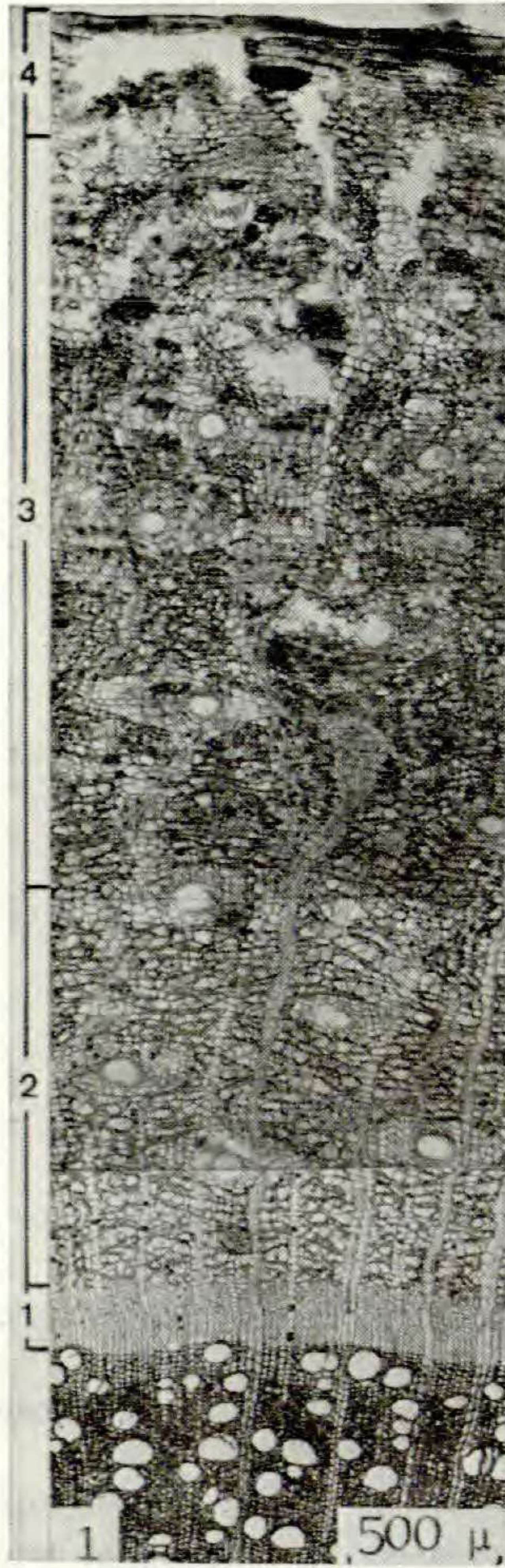
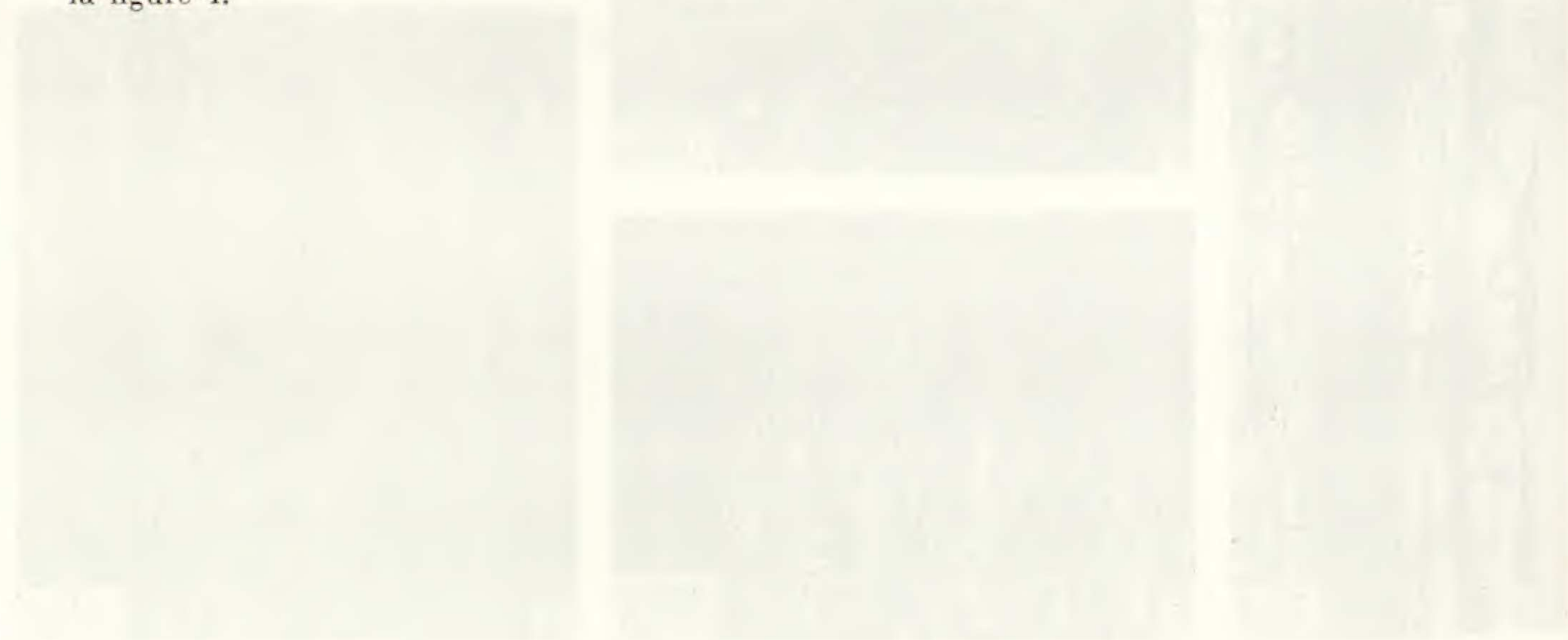


PLANCHE IV



PLANCHE V

1. — Coupe transversale au niveau du périderme. Le phelloderme contient des massifs de sclérenchyme. Le suber s'exfolie grâce à des couches successives de cellules phelloïdes (ph).
2. — Coupe longitudinale radiale du périderme. On remarque les mêmes éléments que précédemment.
3. — Cellules phelloïdes d'un feuillet de suber examiné à plat.
4. — Détail de la vue précédente. La paroi interne des cellules possède une ornementation sous forme de stries longitudinales plus ou moins bifurquées.
5. — Coupe longitudinale radiale du périderme. Détail des cellules phelloïdes (ph) dont la paroi interne et une faible partie des parois latérales sont lignifiées, silicifiées et fortement épaissies ; la paroi externe est subérifiée et fine. Les cellules de suber s'écrasent radialement en vieillissant. Le phelloderme contient des massifs de sclérenchyme formés de cellules cristallifères à parois fortement épaissies et lignifiées. Les cellules sont alignées avec celles du phelloderme et du suber ce qui indique bien qu'elles résultent du fonctionnement du phellogène et font donc partie du phelloderme. L'assise génératrice (phellogène) est une des trois couches de cellules visibles entre le massif de sclérenchyme et la première couche de cellules phelloïdes.
6. — Coupe transversale du périderme. Les cellules phelloïdes (ph) sont très allongées tangentiellement. La denticulation de la paroi interne de ces cellules correspond aux stries longitudinales observées sur la figure 4.



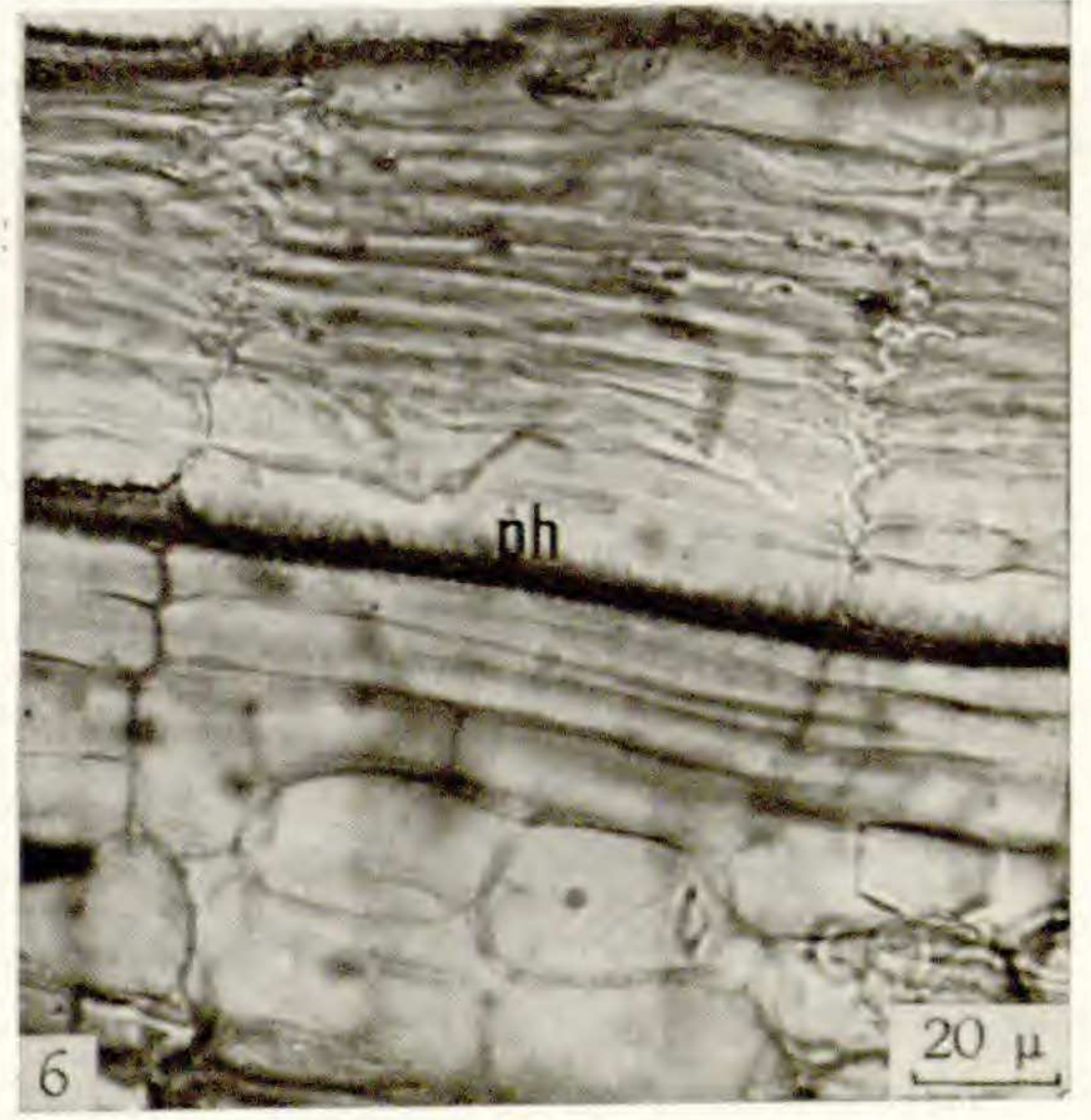
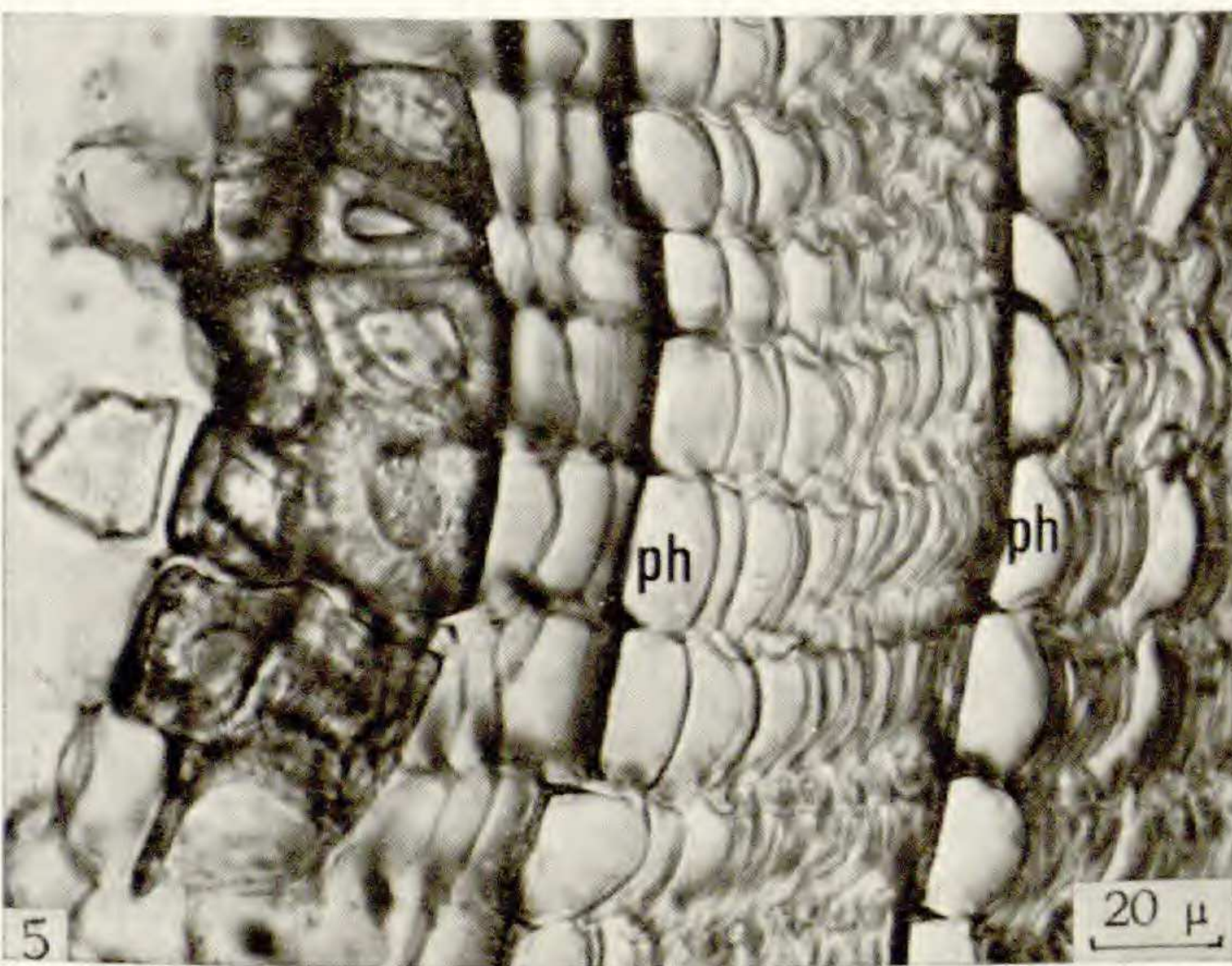
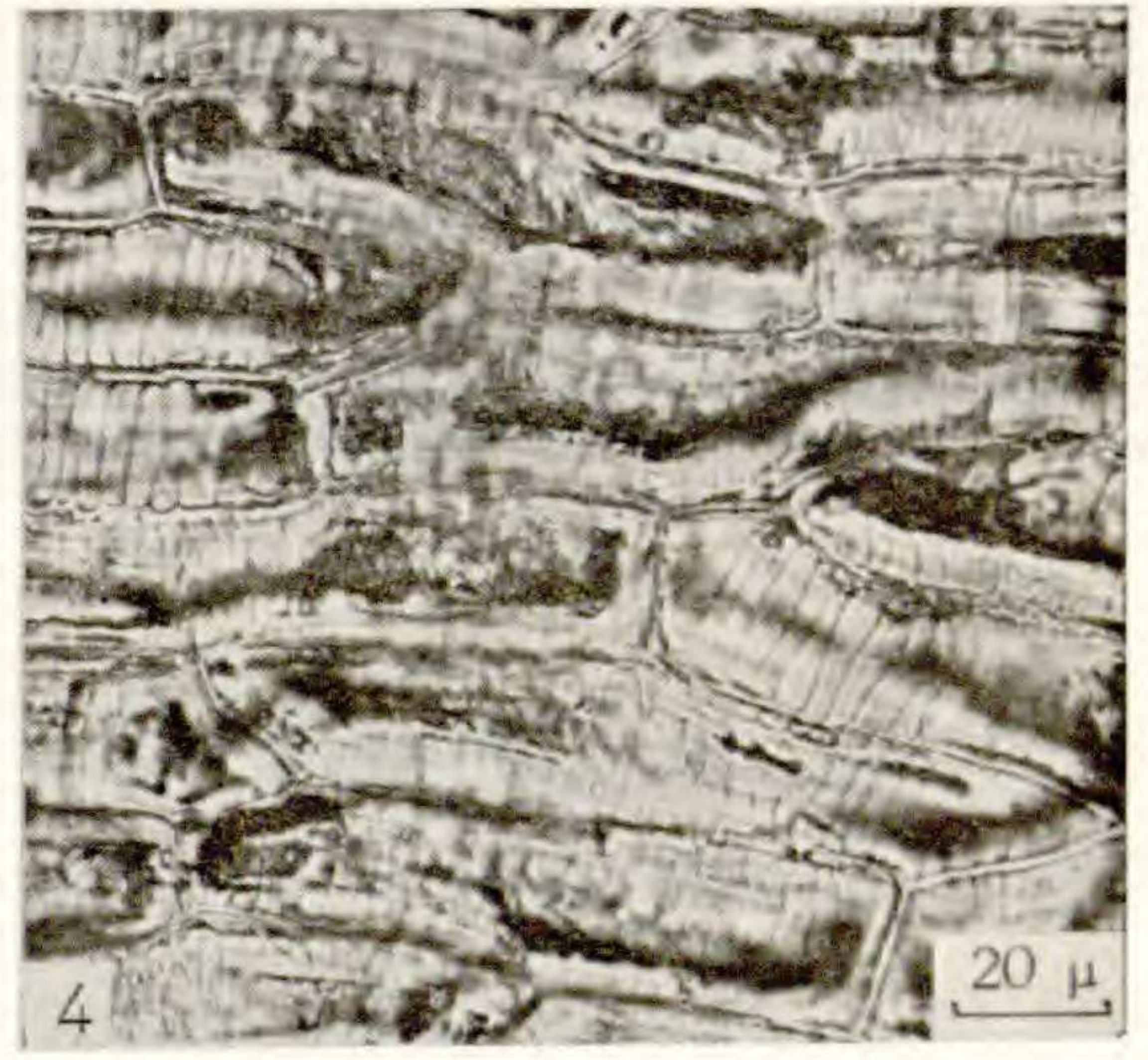
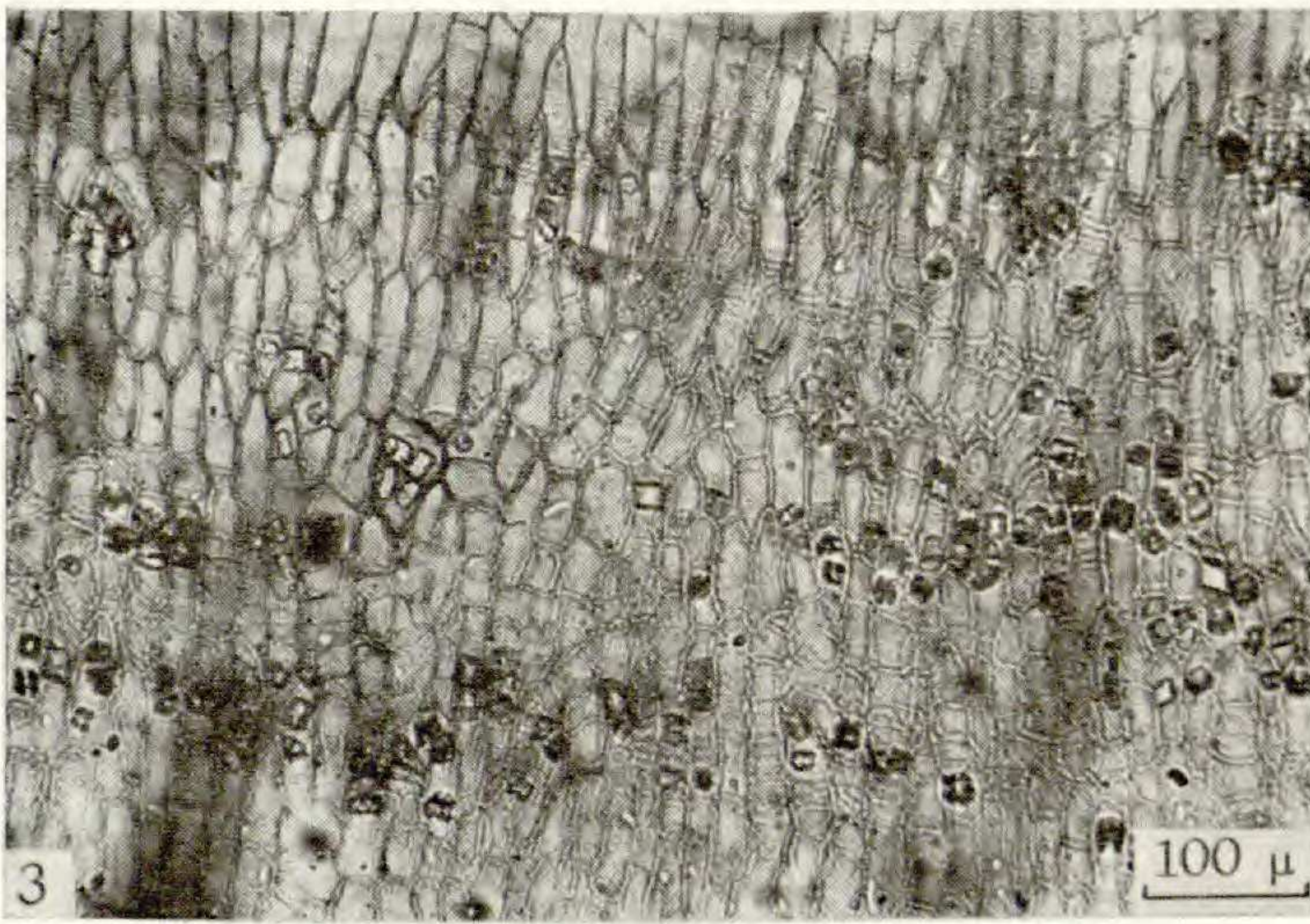
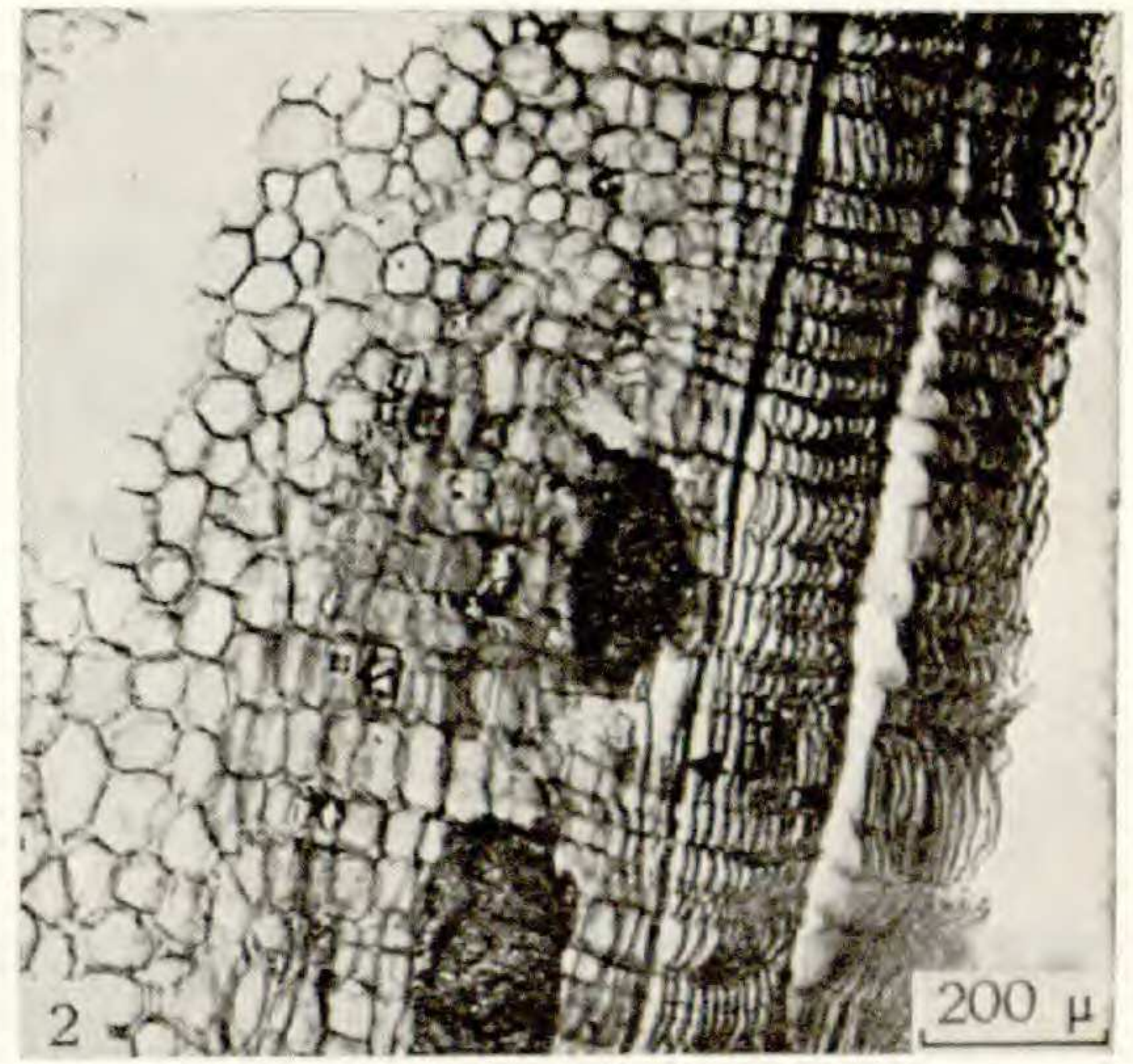
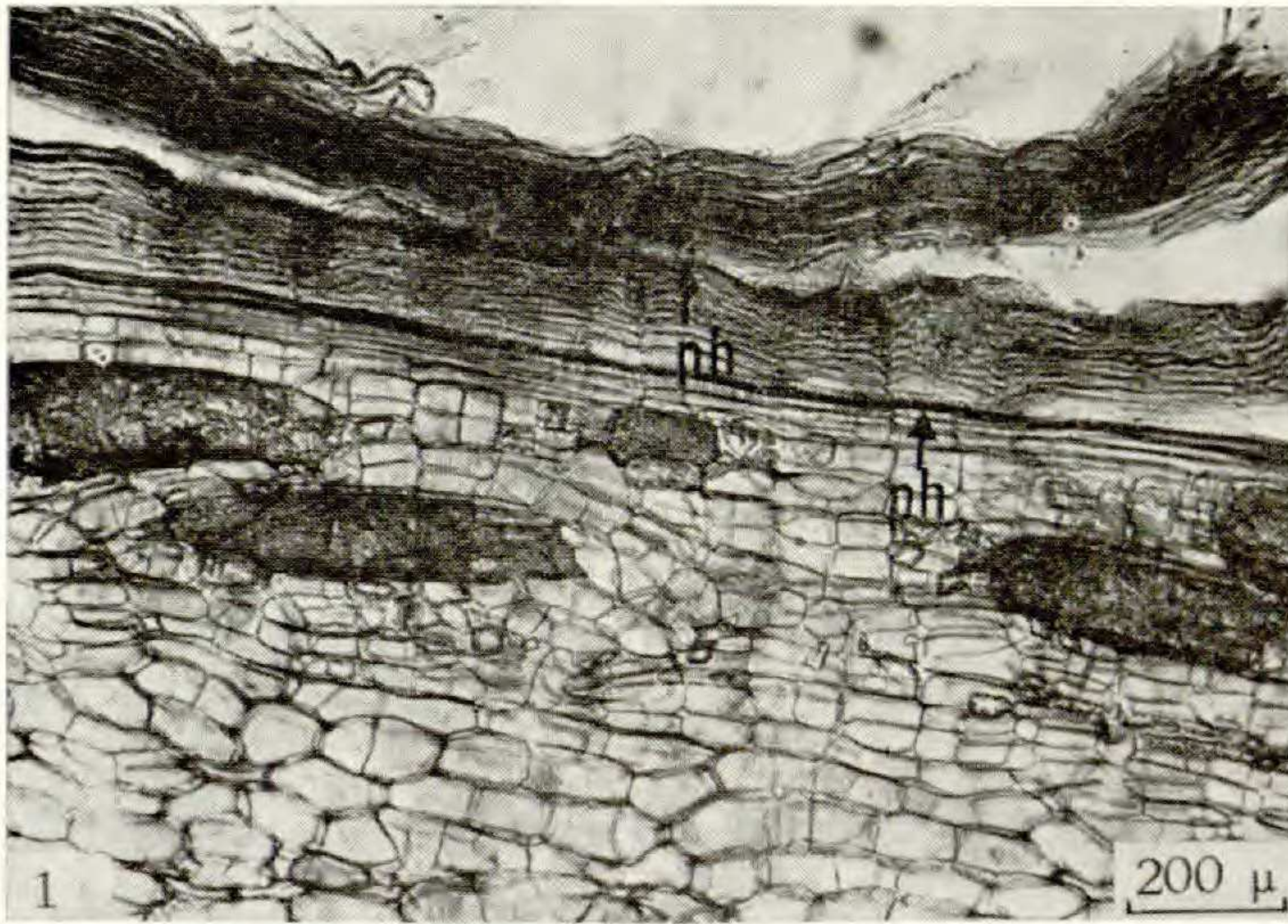


PLANCHE V